UNIVERSITY OF HAWAII

ZEITSCHRIFT

FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND

VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

H. BAUER · E. HADORN · A. KÜHN · G. MELCHERS
F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE

84. BAND 2. HEFT

MIT 23 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 26. OKTOBER 1951)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

SPRINGER-VERLAG

1951

Z. Vererbungslehre

Preis DM 14.60

Die **„Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre"** erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Manuskripte sind *unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung* an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

Professor Dr. Hans Bauer, (23) *Wilhelmshafen, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dohrn-Weg,*

Professor Dr. Ernst Hadorn, Zürich (Schweiz), Zoologisches Institut der Universität, Künstlergasse 16,

Professor Dr. Alfred Kühn, (14b) *Hechingen, Max-Planck-Institut für Biologie, oder Tübingen, Zoologisches Institut, Hölderlinstraße 12,*

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) *Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,*

Professor Dr. Friedrich Oehlkers, (17b) *Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9—11,*

Professor Dr. Klaus Pätau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6 Wis. USA.,

Professor Dr. Hans Stubbe, (19b) *Gatersleben (Bezirk Dessau), Institut für Kulturpflanzenforschung.*

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) *Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,*

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den

Springer-Verlag, (17a) *Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24,*

zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:

G. Melchers
H. Stubbe

Springer-Verlag.
Heidelberg
Berlin-Charlottenburg 2

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 41—45 Neal Street, London W. C. 2

Inhaltsverzeichnis auf Seite III

Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 84, S. 71—73 (1951).

DREHER, EIN NEUES GEN DER TANZMAUSGRUPPE BEI DER HAUSMAUS.

Von

D. S. Falconer* und Ursula Sierts-Roth**.

(Eingegangen am 17. Mai 1951.)

Im Dezember 1948 überließ uns Dr. Friedrich Goethe freundlicherweise ein Paar Hausmäuse (*Mus musculus* L.) mit Tanzmausverhalten. Die Tiere waren im August jenes Jahres etwa 3 Wochen alt im Nest in einem Fruchtwerk in Detmold gefunden worden. Die hier mitgeteilte Arbeit zeigt, daß der neue Phänotyp durch ein neues Gen vererbt wird. Als Name wird Dreher, Symbol *dr* vorgeschlagen.

Genetik. Die in der Fabrik gefangenen Ausgangstiere wurden teils in Hamburg, teils in Edinburgh verschiedenen Tieren aus Laboratoriumsstämmen angepaart. Das ♂ brachte in 5 Würfen 35, das ♀ in 2 Würfen 6 lebende Nachkommen, die alle normal waren und in Aussehen und Verhalten Wildmäusen glichen. Der Erbgang für *dr* ist demnach rezessiv, was durch viele andere Paarungen bestätigt wurde. Monofaktorielle Vererbung wurde durch Aufspalten in F_2 und Rückkreuzung erwiesen:

		+	*dr*	Summe
F_2-Generation (+ *dr* × + *dr*)	Edinburgh	57	24	81
	Hamburg	52	13	65
	Zusammen	109	37	146
	Errechnet	109,5	36,5	146
Rückkreuzung (+ *dr* × *drdr*)	Hamburg	40	37	77
	Errechnet	38,5	38,5	77

Das beobachtete Verhältnis nähert sich weitgehend dem errechneten; es ist daher kein Anlaß anzunehmen, daß das Gen unvollständige Penetranz besitzt oder die Lebensfähigkeit junger Mäuse herabsetzt.

Der Phänotyp ähnelt dem folgender Gene: Tanzmaus (waltzer, *v*), shaker-1 (*sh-1*), shaker-2 (*sh-2*), jerker (*je*), Kreisler (*kr*), pirouette (*pi*) und in geringerem Ausmaß fidget (*fi*). Daß *dr* mit diesen Genen nicht identisch ist, wurde durch Versuchskreuzungen bewiesen. Homozygote Dreher wurden mit Homozygoten aus folgenden Stämmen gepaart: Tanzmaus, shaker-1, shaker-2, jerker bzw. Kreisler: aus jeder Paarung wurden normale Junge erzielt. Ein homozygoter Dreher wurde mit einem Heterozygoten für fidget gepaart und brachte 23 Nachkommen, die alle normal waren. Pirouette war zur Untersuchung nicht zugänglich, daher wurden Dreher auf Koppelung mit W^v geprüft, an das *pi* mit einem Rekombinationswert von 7% gekoppelt ist (Dickie und Wooley, 1946).

Art der Paarung	Nachkommen			
	+ W^v	++	*dr* W^v	*dr* +
dr +/+ W^v × *dr* +/*dr* +	4	6	10	9

Daraus ergibt sich ein Rekombinationswert von 55,2% mit einem mittleren Fehler von 9,3%. Da dieser Wert deutlich von 7% abweicht, ist die Nichtidentität von Dreher mit pirouette erwiesen.

* Animal Breeding and Genetics Research Organization. Kings Buildings, Edinburgh, Schottland.
** Zoologisches Staatsinstitut Hamburg.

Gewichtstabelle aller auf-

	Geburt	1 Woche	2 Wochen	3 Wochen	4 Wochen	5 Wochen
drdr	1,34±0,02	3,09±0,16	5,21±0,35	6,62±0,30	8,87±0,33	11,21±0,43
+ *dr* und ++	1,38±0,05	3,71±0,26	5,62±0,37	7,47±0,36	9,38±0,42	11,16±0,47

Beschreibung homozygoter Dreher. Hyperaktivität, Kopfwerfen, Drehen im engen und weiteren Kreis, sowie Taubheit entsprechen dem Erscheinungsbild der japanischen Tanzmaus, sind aber heftiger. Die aus den ersten F_1-Tieren (und damit halbwild) gezogenen Dreher waren bedeutend extremer als Tanzmäuse. In Edinburgh verschwand diese Heftigkeit der Bewegungen weitgehend nach 3 Kreuzungen mit Laboratoriumsstämmen. Die Hamburger Tiere wurden nur einmal mit Laboratoriumstieren gekreuzt und dann 5 Generationen lang ingezüchtet, so daß der Wildmausanteil durchschnittlich noch $^1/_2$ betrug. Diese Tiere zeigten eine unverminderte Heftigkeit der Bewegungen, aber Wildheit und Bissigkeit waren durch Auslese etwas herabgesetzt.

Die homozygoten Dreher können mit Sicherheit im Alter von 12—15 Tagen erkannt werden, aber schon mit 7 Tagen kann der größte Teil der Tiere richtig bestimmt werden. Die Jungen können sich schwer aus der Rückenlage umwenden und halten den Kopf schief. In der 3. Woche drehen sich die Homozygoten auf der Hand walzenförmig um ihre Längsachse; manche Tiere — vor allem besonders „wilde" mit auch später extrem heftigen Bewegungen — sind in diesem Alter fähig, auf geeigneter Unterlage mit nach oben gekehrtem Bauch zu laufen, wenn sie in die Rückenlage gebracht werden. Die Fortbewegung wird dabei hauptsächlich durch Rudern mit dem Schultergürtel erreicht.

Die Dreher lassen sich bei Geburt nicht von ihren normalen Geschwistern unterscheiden; auch die Geburtsgewichte sind gleich: 40 *drdr* hatten ein Durchschnittsgewicht von 1,319 ± 0,026 g; 75 *dr* + und ++ der F_2- und der R-Würfe wogen im Durchschnitt 1,359 ± 0,017 g. Auch im Verlaufe des Wachstums unterscheiden sich die Gewichte nur geringfügig (Tabelle), wobei nur Tiere (♂♂ und ♀♀ zusammen) zum Vergleich kamen, die durch die ganze Wägeperiode hindurch gewogen wurden. Bei den +-Tieren schied ein Teil der ♀♀ infolge Trächtigkeit aus.

Die homozygoten ♂♂ züchten zufriedenstellend. Die wenigsten ♀♀ werfen; sie haben aber selten Erfolg bei der Aufzucht ihrer Jungen.

In 4 Fällen wurde bei jungen Drehern das Auftreten eines Hydrocephalus beobachtet. Zweimal kam er in der F_2-Generation nach Kreuzung mit fidget vor, einmal in F_2 nach Kreuzung mit Kreisler und schließlich einmal in F_2 nach Kreuzung mit Nackt (*N*). Von etwa 80 *drdr* sind diese 4 entwickelten Hydrocephali 5%, das sind mehr als in normalen Stämmen beobachtet werden dürften.

Diskussion. Ursprung und Entdeckung des Gens sind interessant. Es muß durch Spontanmutation in einer Wildmauspopulation entstanden und die Eltern des im Fruchtwerk gefangenen Wurfes müssen heterozygot gewesen sein, da es sehr unwahrscheinlich ist, daß Homozygote in der Freiheit leben und sich fortpflanzen können. In diesem Wurf lagen 4 Individuen, und nach Mitteilung von Dr. Goethe waren sie sämtlich Tanzmäuse. Die Wahrscheinlichkeit, daß alle Tiere eines Viererwurfes Homozygoten sind, ist gering (1/256). Man kann daher

gezogenen F_2- und Rückkreuzungstiere.

6 Wochen	7 Wochen	8 Wochen	9 Wochen	10 Wochen	11 Wochen	12 Wochen
12,78±0,55	13,98±0,66	15,15±0,81	16,16±0,88	16,85±0,75	17,91±0,72	19,17±0,74
13,22±0,62	14,31±0,68	14,40±0,94	15,71±0,99	15,98±1,42	16,82±1,54	*

* Material ungenügend, da ♀♀ tragend und somit nicht zu verwenden.

annehmen, daß sich in dem Wurf ursprünglich einige normale Mäuse befanden, die der Gefangennahme entgingen.

Grüneberg (1947, S. 93) bemerkt, daß jedes neue Auftreten von Tanzmauserscheinungen durch die Mutation eines neuen Gens bedingt war und nie durch die Wiederholung einer Mutation an einem bereits bekannten Gen. Er folgert daraus, daß wahrscheinlich noch viel mehr solcher Gene zu finden sind. Das Auftreten der Dreher fügt noch ein weiteres Beispiel hinzu. Das Hauptinteresse dieser zumeist identische Abnormalitäten bedingenden Gene liegt in ihrer großen Zahl, und somit wartet ein fruchtbares Feld für vergleichende embryologische Untersuchungen auf einen entschlossenen Erforscher.

Zusammenfassung.

Es wurde ein neues Gen der Tanzmausgruppe beschrieben mit den Symptomen Hyperaktivität, Kopfschütteln und Tanzen und Taubheit. Die Abnormalität trat bei 4 Jungen in einem Wurf freilebender wilder Hausmäuse auf, mit größter Wahrscheinlichkeit spontan. Kreuzungsversuche zeigten, daß die Abnormität durch ein rezessives Gen mit vollständiger Penetranz verursacht wird. Die neue Mutation ist nicht identisch mit *v, sh-1, sh-2, je, kr, pi* oder *fi*.

English Summary. A new gene with the typical phenotype of the waltzer-shaker group is described. The name dreher, with symbol *dr*, is proposed. It arose, presumably by spontaneous mutation, in the wild, and was obtained in a litter of four, all of which were homozygotes, captured in a factory in Detmold, Germany. The gene is recessive and good single-factor segregations were obtained. Non-identity with *v, sh-1, sh-2, je, kr, pi*, and *fi* was proved.

Literatur.

Dickie, M. M., and G. W. Wooley: J. Hered. **37**, 335 (1946). — Grüneberg, H.: Animal Genetics and Medicine. London 1947.

Dr. Ursula Sierts-Roth, Hamburg, Zool. Staatsinstitut.

Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 84, S. 74—132 (1951).

Aus dem Institut für Genetik der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
und dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften
in Gatersleben.

MORPHOLOGISCH-ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE UND GENETISCHE ANALYSE EINER SICH VARIABEL MANIFESTIERENDEN MUTATION VON ANTIRRHINUM MAJUS L.*.

Von

HERTA ROTHE.

Mit 23 Textabbildungen.

(Eingegangen am 7. Mai 1951.)

A. Einleitung.

Im Jahre 1940 trat in 2 verschiedenen von STUBBE bei *Antirrhinum majus* durchgeführten chemischen Mutationsversuchen eine Mutante auf, die sich von der Ausgangsform durch die Ausbildung nur eines Keimblattes unterschied.

Nach Selbstung einer „*monokotylen*" Pflanze zeigte es sich, daß sie in verschiedene Keimpflanzentypen „aufzuspalten" schien, die sich in 4 phänotypisch zu unterscheidende „Haupttypen" einteilen ließen. Da jedoch die Nachkommenschaft jeder dieser Formen sich immer wieder aus den gleichen 4 Phänotypen zusammensetzte, mußte daraus geschlossen werden, daß es sich hier um ein Gen handelt, das in seiner Manifestierung sowohl in qualitativer als auch in quantitativer Hinsicht Schwankungen unterworfen ist.

Bei der genetischen Analyse, die in erster Linie die Möglichkeit einer Selektionswirkung auf die einzelnen Phänotypen klären sollte, führte die morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zu Ergebnissen, die sich der von R. v. WETTSTEIN vertretenen Auffassung der phylogenetischen Ableitung der Monokotyledonen von den Dikotyledonen in klarer Weise anpassen.

Im Hinblick auf die von STUBBE (1941) als *connata* beschriebene *Antirrhinum*-Mutante wurde das in der vorliegenden Arbeit analysierte Gen mit „*subconnata I*" bezeichnet.

I. Morphologie der Keim- und Jungpflanzen.

Neben den mengenmäßig in jeder Aussaat überwiegenden „*monokotylen*" Typen treten bei Selbstungen in geringerem Anteil noch 3 weitere, phanotypisch zu unterscheidende Haupttypen von Kotyledonen auf. Einmal solche, die sich von normalen dikotylen Keimlingen der Ausgangssippe in keiner Weise unterscheiden. Sie werden als „*pseudonormal*" bezeichnet. Zweitens solche, bei denen ebenfalls 2 Kotyledonen ausgebildet werden, die sich aber mehr oder weniger stark einander genähert haben; sie werden als „*hemisynkotyl*" bezeichnet[1]. Und endlich die „*unifazial*" genannten Formen, bei denen infolge der Unifazialität des Kotyledonarstieles eine Umwandlung der Kotyledonen zu mehr oder weniger

* Als Dissertation von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Halle-Wittenberg angenommen.

[1] Dieser Terminus wurde von DE VRIES (1903) übernommen, der ihn für Keimblattformen prägte, welche zwischen dem rein dikotylen und dem synkotylen Ausprägungsgrad stehen.

großen Schlauchblättern, bzw. zu einem an Diplophyllie erinnerndes Blattorgan stattgefunden hat.

Diese im jüngsten Entwicklungsstadium scharf zu unterscheidenden morphologischen Haupttypen: *Pseudonormal, Hemisynkotyl, Monokotyl* und *Unifazial* erweitern sich bei der Betrachtung der nächsten Entwicklungsstadien, insbesondere bei der Ausbildung der untersten Wirtel zu einer großen Mannigfaltigkeit verschiedener morphologischer Typen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung (Infloreszenzausbildung, Blütengestaltung, Anlage der Seitensprosse usw.) unterscheidet sich die Mutante, abgesehen von einem etwas längeren Verharren im Keimpflanzenstadium, in allen ihren Ausprägungsgraden nicht mehr von der Ausgangssippe. Daher werden diese Entwicklungsstadien bei den folgenden morphologischen Betrachtungen nicht berücksichtigt. Das Studium und der Vergleich dieser Typen, insbesondere das Auffinden einiger seltener Zwischenformen, läßt die Anordnung der Typen in eine kontinuierliche Reihe zu, an deren Anfang der pseudonormale Haupttyp steht und deren anderes Extrem, jedenfalls in morphologischer Betrachtung, durch das bis aufs äußerste reduzierte, kaum mehr lebensfähige Schlauchblatt des Haupttyps Unifazial realisiert wird. Physiologisch gesehen liegt dieses Extrem vermutlich bei dem verhältnismäßig hohen Prozentsatz nicht keimfähiger Samen, was später noch zu besprechen sein wird.

Die morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Beschreibung der einzelnen Typen wird durch Zeichnungen und durch Blattstellungsdiagramme ergänzt.

Der Beschreibung der verschiedenen Jungpflanzentypen soll diejenige einer normalen *Antirrhinum*-Pflanze der Ausgangssippe 50 vorangestellt werden, aus der die Mutante *subconnata I* hervorgegangen ist. *Antirrhinum majus* L. gehört zu den dikotylen Pflanzen mit epigäischer Keimung. Im reifen, endospermhaltigen Samen ist der Embryo bereits in Wurzel, Hypokotyl und Kotyledonen differenziert. Nachdem die Keimwurzel sich im Boden verankert hat, wächst das Hypokotyl erst zu einer beträchtlichen Länge heran, ehe die Testa von den Kotyledonen abgeworfen wird. Darauf erfolgt die Differenzierung der Kotyledonarstiele. Die Kotyledonen sind gleichgroß, sie stehen opponiert, ihre Form ist einfach, ganzrandig, querbreit mit kaum merklicher Spitze; sie sind leicht behaart. Die Blattstellung der folgenden Wirtel ist dekussiert alternierend; Divergenzwinkel 180°. Nicht immer wird die dekussierte Stellung bis zum Beginn der Infloreszenz beibehalten; in den oberen Wirteln ist oft ein Übergang zu 3- oder 4-gliedrigen Quirlen oder zu zerstreuter Blattstellung zu beobachten.

Bei Sippe 50-Individuen von *Antirrhinum majus*, die, wie alle im folgenden beschriebenen Pflanzen unter Gewächshausbedingungen aufgewachsen sind, ist keine Adventivsproßbildung, d. h. in diesem Falle Sproßbildung aus dem Wurzelhals bzw. Hypokotyl zu beobachten. Sie wird erst durch Zerteilung oder Verletzung des Pflanzenkörpers ausgelöst[1].

[1] Es sei hier bemerkt, daß *Antirrhinum majus* zu den Pflanzen gehört, die unter normalen Verhältnissen, also im Freiland, Adventivsprosse in Form von Hypokotylsprossen ausbilden. Sie werden in größerer Anzahl am basalen Teil des Hypokotyls angelegt und entwickeln sich zum Teil zu Blütentrieben. Normalerweise innoviert auch *Antirrhinum majus* mit Hilfe von Hypokotylknospen, die als Ruheknospen die 1. Vegetationsperiode überdauern und kann dadurch mehrere Jahre ausdauernd werden. Nach Rauh (1937), der die Bedeutung dieser Sprosse für die Wuchsformen der Pflanzen studierte, bildet *Antirrhinum* den Übergang zu einer Gruppe von *Linarien*, bei denen diese Sprosse so an Wichtigkeit gewinnen, daß das Hauptsproßsystem an Bedeutung verliert.

Die Beschreibung der Jungpflanzentypen erfolgt in der obenerwähnten Reihenfolge der Haupttypen, wobei Haupttyp *Monokotyl* zur Wahrung der Übersichtlichkeit in 5 Typenkreise unterteilt werden muß. Das Prinzip der Typenanordnung erläutert in zusammenfassender Darstellung der auf S. 93 angefügte Bestimmungsschlüssel.

Haupttyp Pseudonormal.

Die Vertreter dieses Haupttyps unterscheiden sich morphologisch von den oben beschriebenen normalen Pflanzen der Sippe 50 in keiner Weise, so daß an dieser Stelle auf Sippe 50 verwiesen werden muß (Abb. 1a und b).

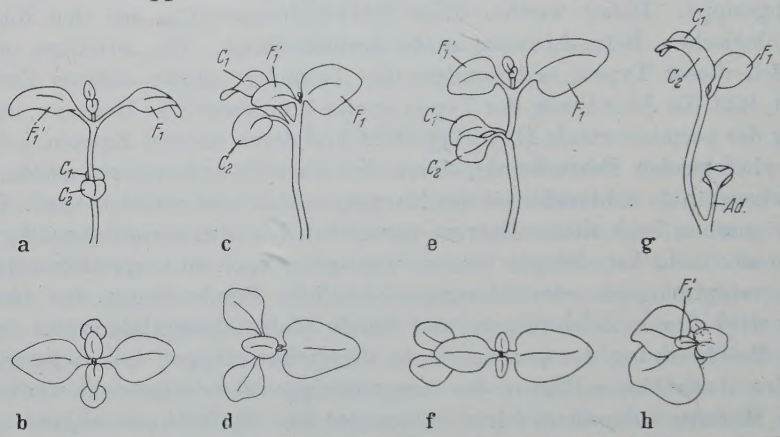

Abb. 1a—h. Jungpflanzen der Haupttypen *Pseudonormal und Hemisynkotyl.* a u. b Haupttyp *Pseudonormal*; c u. d Haupttyp *Hemisynkotyl*, Typ Hb; e u. f Haupttyp *Hemisynkotyl*, Typ Hc; g u. h Haupttyp *Hemisynkotyl*, Typ Hd.

Haupttyp Hemisynkotyl.

Dieser Haupttyp umfaßt eine Reihe von Formen, bei denen zwar noch zwei Keimblätter zur Ausbildung kommen, die jedoch ihre ursprünglich opponierte Stellung nicht mehr beibehalten. Sie nähern sich einander und zeigen somit das Vorstadium einer Synkotylie. Es wurden alle Formen gefunden von schwacher Abweichung vom normalen Divergenzwinkel von 180° (Typ Ha) über eine mittlere Annäherung der Kotyledonen mit einem Divergenzwinkel von etwa 90° (Typ Hb), bis zur Berührung beider Blattränder, also einem Divergenzwinkel, der kleiner ist als 90° (Typ Hc), ja darüber hinaus bis zur Deckung beider Kotyledonenspreiten oder beginnenden Verwachsung derselben bei vollständiger Ausbildung bzw. schon lateraler Fusion der Kotyledonarstiele (Typ Hd) (Abb. 1c—h). Und zwar entfernen sich beide Kotyledonen gleichmäßig von ihrer ursprünglichen Stellung, so daß bei extremster Annäherung ihre Medianen in der gleichen Richtung liegen, wie die Medianen des 1. Folgeblattpaares. Mit zunehmender Entfernung von der Normalstellung ist eine zunehmende Asymmetrie der Blattspreiten zu beobachten, und zwar tritt eine Reduktion der sich jeweils nähernden Blattspreitenhälften ein. Als 2. Folge einer zunehmenden Annäherung der Kotyledonen ergibt sich bei einem Teil der Pflanzen eine Veränderung in den Größenverhältnissen der Primärblätter. Das zwischen, bzw. bei extremer Annäherung über den beiden Keimblättern stehende Blatt des 1. Wirtels,

F'_1, ist kleiner, das ihm opponierte Blatt größer. Während die anomalen Verhältnisse des Keimblattwirtels und des 1. Wirtels in vielen Fällen die normale Ausbildung der nächstfolgenden Wirtel kaum noch beeinträchtigen, haben sie andererseits schon einen leichten Einfluß auf die Bildung von Adventivsprossen am Hypokotyl, die sich bei etwa 11% der untersuchten Pflanzen finden.

Haupttyp Monokotyl.

Dieser Haupttyp läßt sich von dem extremsten Typ des Haupttyps *Hemisynkotyl*, bei dem nach erfolgter Fusion der Kotyledonarstiele schon eine teilweise Verwachsung der Kotyledonenspreiten zu beobachten ist, ableiten. Er ist charakterisiert durch das Vorhandensein eines einzigen Keimblattes von verschiedener Form und Größe, das in allen Fällen durch einseitige marginale Verwachsung beider Kotyledonen entstanden zu sein scheint. Der Kotyledonarstiel ist, abgesehen von wenigen Ausnahmen, bifazial. Die Mannigfaltigkeit des Haupttyps *Monokotyl* ist bedingt durch Hemmung und darauffolgende Reduktion des Epikotyls, das nacheinander durch sekundäre und tertiäre Hauptsprosse verschiedenen Ursprungs ersetzt wird, die gleichfalls mehr oder weniger starken Hemmungserscheinungen unterliegen. Parallel mit diesem abnormen Entwicklungsverlauf der Pflanzen ist eine zunehmende Bildung von Adventivsprossen am Hypokotyl zu beobachten, die schließlich vollkommen die Funktion der anderen, jeweils reduzierten „Hauptsprosse" übernehmen. Die Anordnung der Typen erfolgt unter dem Gesichtspunkt, eine möglichst kontinuierliche Reduktionsreihe herauszuarbeiten.

Typenkreis M/I.

Das charakteristische Merkmal für alle Typen dieses Typenkreises ist die Ausbildung eines normal entwickelten Epikotyls, das ein, besonders in den jüngsten Entwicklungsstadien groß wirkendes, jedoch normal gestaltetes 1. Folgeblatt besitzt. Es stellt das einzige Blatt des 1. Wirtels dar und ist dem Keimblatt gegenüber inseriert. Ein Achselsproß des Keimblattes wird nur in seltenen Fällen ausgebildet, dagegen treten gelegentlich Adventivsprosse am Hypokotyl auf. Die Übergangsform vom Haupttyp *Hemisynkotyl* zum Haupttyp *Monokotyl* bildet

Typ M/Ia.

Die beiden bei dem extremsten Typ des Haupttyps *Hemisynkotyl* einander genäherten Keimblätter sind hier durch marginale Verwachsung von Stiel und Spreite zu einem einzigen Kotyledo umgewandelt. Der Kotyledonarstiel ist bei dem synkotylen Organ im Vergleich zur Ausgangsform länger und stärker. Die Mediane des Synkotyls fällt mit den Medianen der am 1. und 3. Knoten inserierten Blätter in eine Ebene (Abb. 2a), ganz im Gegensatz zur Ausgangsform, bei der die Medianen der beiden Kotyledonen in der gleichen Ebene liegen, wie die des 2. und 4. Folgeblattpaares. Bei der Differenzierung des 1. Wirtels wird zuerst das dem Keimblatt gegenüberstehende 1. Folgeblatt F_1 ausgebildet, das seinem opponierten Blatt F'_1 in der Entwicklung voraus ist und künftig auch größer bleibt. Der Größenunterschied zwischen F_1 und F'_1 ist in den frühesten Entwicklungsstadien besonders auffallend, gleicht sich jedoch später mehr oder weniger aus. Die Blattstellung ist bei dem größten Teil der Pflanzen bis zum

6. Wirtel normal, geht aber dann zum Teil zur Bildung von dreiblättrigen Quirlen über. Adventivsproßbildung am Hypokotyl ist bei etwa 50% der untersuchten Individuen beobachtet worden. Vom Typ M/Ia kann direkt

Typ M/Ib

abgeleitet werden. Das zum 1. Wirtel gehörende Blatt F_1' ist nicht in gleicher Höhe mit F_1 inseriert, sondern mit seinem Stiel noch ein Stück mit der Achse verwachsen (Abb. 2b). Somit kann seine Insertionsstelle nicht als echter Wirtel,

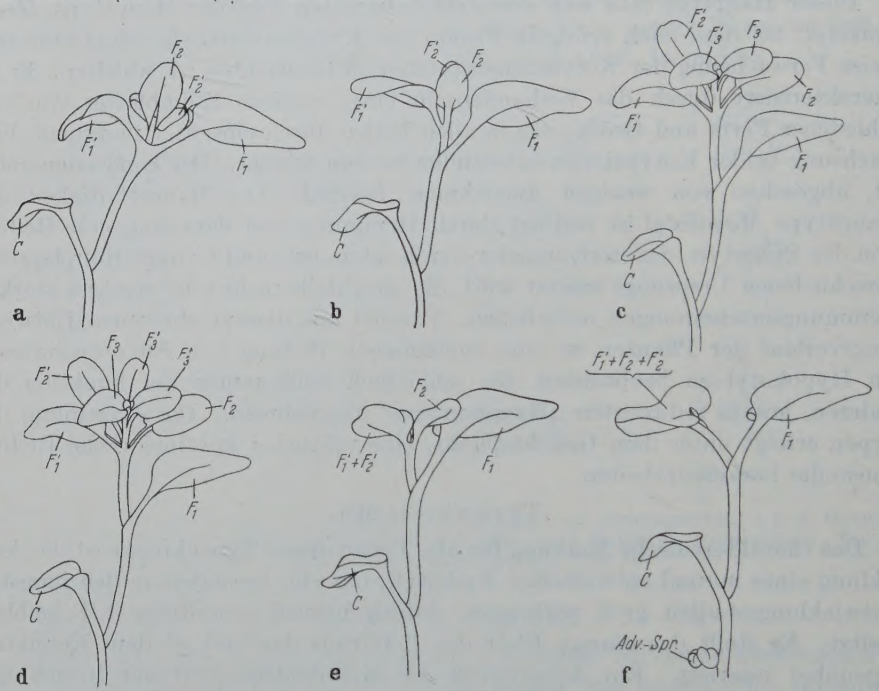

Abb. 2a—f. Jungpflanzen des Haupttyps *Monokotyl*, Typenkreis M/I. a Typ M/Ia; b Typ M/Ib; c Typ M/Ic; d Typ M/Id; e Typ M/Ie; f Typ M/If.

sondern nur als Zwischenwirtel gewertet werden. Auch hier sind die Größenunterschiede zwischen den Gliedern des 1. Folgeblatt-„Paares" in den ersten Entwicklungsstadien sehr stark — bis zu einem Verhältnis von 6 : 1 —, doch verringern sie sich mit zunehmendem Wachstum. Die Blattstellung der nächstfolgenden Quirle ist normal dekussiert. Dreigliedrigkeit bzw. Unregelmäßigkeiten treten bei einigen der untersuchten Pflanzen vom 4. Wirtel ab auf. Adventivsproßbildung am Hypokotyl ist bei etwa 50% der untersuchten Pflanzen zu beobachten.

Typ M/Ic.

Das Folgeblatt F_1 wird zuerst angelegt, jedoch verwächst das ihm normalerweise opponierte Blatt F_1' bis zum 2. Wirtel mit der Achse, so daß an diesem 3 Blätter mit Divergenzwinkeln von 120° inseriert sind (Abb. 2c). Wie beim Typ M/Ib bleibt der Größenunterschied zwischen F_1 und F_1' auch hier erhalten. Die Blattstellung vom 3. Wirtel ab ist wieder normal dekussiert; in einigen Ausnahmefällen tritt vom 5. Wirtel ab Dreigliedrigkeit auf. Adventivsproßbildung

am Hypokotyl ist bei etwa 23% der untersuchten Pflanzen vorhanden. Typ M/Ic tritt sehr selten auf.

Typ M/Id.

Bis zur Anlegung des 2. Wirtels gleicht Typ M/Id dem Typ M/Ic, doch sind die Blätter dieses Wirtels gleichgroß. Die Dreigliedrigkeit bleibt über diesen hinaus erhalten, bei der Mehrzahl der Pflanzen sogar bis zum Beginn der Infloreszenz (Abb. 2d). Das deutet darauf hin, daß die Verlagerung des Blattes F'_1 vom 1. in den 2. Wirtel, wie sie sich über die Typen M/Ib und M/Ic verfolgen läßt, hier endgültig fixiert ist. Denn nur eine zum gleichen Zeitpunkt erfolgende Anlegung der Primordien von F'_1, F'_2 und F_2 kann der HOFMEISTERschen Regel zufolge dann auch in den folgenden Knoten die Beibehaltung der Dreiblättrigkeit erklären. In dieser Hinsicht bedeutungslose Abweichungen erfolgen insofern, als hin und wieder Wirtel mit einem einfachen und einem zusammengesetzten Blatt vorkommen.

Adventivsproßbildung am Hypokotyl ist bei etwa 33% der untersuchten Pflanzen zu beobachten.

Typ M/Ie

ist vom Typ M/Ic abzuleiten. Er unterscheidet sich von diesem lediglich in der Gestaltung des 2. Wirtels, und zwar verwächst das aus dem 1. Wirtel stammende Blatt F'_1 mit einem der beiden ursprünglich zum 2. Wirtel gehörenden Blätter, so daß an diesem, im Gegensatz zum Typ M/Ic, nur 2 Blätter — meist 1 Doppelblatt und 1 einfaches Blatt — inseriert sind (Abb. 2e), und zwar gibt es dabei verschiedene Ausbildungsgrade. Bei etwa 34% der untersuchten Pflanzen ist die Doppelblattnatur genau zu erkennen. Das Blatt zeichnet sich durch besondere Breite aus und hat oft 2 Spitzen bzw. 2 Mittelrippen und ist infolge der Verwachsung an der Basis asymmetrisch. Bei etwa 50% der M/Ie-Individuen äußert sich die einmal stattgefundene Verwachsung nur noch in einem Größenunterschied der beiden Blätter des 2. Wirtels bzw. in einer mitunter auftretenden Asymmetrie am Grunde der Lamina. Bei den reduziertesten Typen (diese Formen lassen sich an anderer Stelle nicht einordnen, so daß sie vermutlich hierher gehören) — etwa 16% — ist ein Größenunterschied der Blätter im 2. Wirtel nicht mehr festzustellen. Abweichungen von der normalen Dekussation beginnen beim 4. und 5. Wirtel, wo ein Übergang zur Dreigliedrigkeit und zerstreuten Blattstellung beobachtet wird. Adventivsproßbildung am Hypokotyl ist bei etwa 27% der untersuchten Pflanzen festzustellen.

Typ M/If

ist abzuleiten vom Typ M/Ie. Er wird charakterisiert durch die Insertion nur eines Blattes am 1. wie am 2. Wirtel. Das Blatt des 2. Wirtels zeichnet sich meist durch besondere Größe und hochgebogene Blattränder aus, so daß es ein schüsselförmiges Aussehen erhält. Seine Insertionsstelle am Stengel ist relativ breit, oft stengelumfassend. In einigen Fällen läßt sich durch Ausbuchtungen an den Spreitenrändern klar nachweisen, daß es sich um ein Verwachsungsprodukt aus 3 Blättern, nämlich F_1, F_2 und F'_2 handelt (Abb. 2f). Durch die somit in einem Wirtel stehenden, wenn auch später miteinander verwachsenen Blattanlagen ist nach der HOFMEISTERschen Regel auch in den folgenden Wirteln jeweils mit der Bildung von 3 Blättern zu rechnen. Dies tritt in der Mehrzahl

der Fälle auch ein, doch völlig konstant ist diese Anordnung nicht. Es gibt Pflanzen, bei denen im 3. oder 4. Wirtel die Anlagen zweier Blätter des 3gliedrigen Quirls verwachsen, so daß ein Doppelblatt entsteht, und dieses somit wieder zu 2gliedrigen Quirlen überleitet. In anderen Fällen ist der dem 3fach zusammengesetzten Blatt folgende Wirtel aufgelöst, so daß auf das Keimblatt 4 einzelne wechselständige Blätter folgen, ehe es zu einer Wirtelbildung kommt. Adventivsproßbildung am Hypokotyl ist bei etwa 35% der untersuchten Pflanzen festzustellen.

Typenkreis M/II.

Das Charakteristikum des Typenkreises M/II liegt in einer mehr oder weniger starken Entwicklungshemmung des Epikotyls, die so weit führen kann, daß

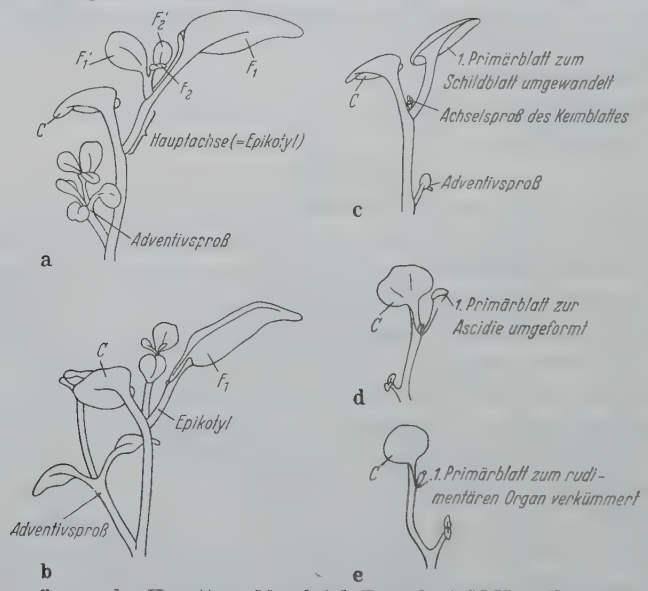

Abb. 3a—e. Jungpflanzen des Haupttyps *Monokotyl.* Typenkreis M/II. a Typ M/IIa; b Typ M/IIc; c—e Varianten vom Typ M/IId.

dieses überhaupt nicht mehr ausgebildet wird. Parallel mit dieser Hemmung geht eine zunehmende Förderung des Keimblattachselsprosses, der schließlich die Funktion des Hauptsprosses übernimmt. Ein Adventivsproß am Hypokotyl kann gleichfalls stark — bis zur Infloreszenzbildung — gefördert sein. In Ausnahmefällen, bei schwacher Entwicklung des Keimblattachselsprosses, wird er zum sekundären Hauptsproß.

Die Anfangsglieder des Typenkreises M/II besitzen ferner wie die Formen des Typenkreises M/I ein großes, dem Keimblatt gegenüberstehendes Folgeblatt, das jedoch im Gegensatz zu diesem in den meisten Fällen schmal und lang gebaut ist. Flüchtige Betrachtung führt zu der Annahme, als trete hier das 2. Keimblatt als metamorphosiertes Laubblatt in Erscheinung. Bei den Typen mit stark gehemmter Epikotylentwicklung wird dieses, dem Keimblatt scheinbar opponierte Folgeblatt allmählich bis zu völligem Ausfall reduziert. Die Reduktion betrifft zuerst den Stiel, dann wird die Lamina schildförmig, bzw. zu einem immer kleiner werdenden Schlauchblatt umgebildet. Zuletzt greift die Reduktion

auf das zwischen Keimblattwirtel und 1. Wirtel liegende Internodium, das den Rest des reduzierten Epikotyls darstellt, über, bis als Endstadium nur ein kleines, stielartiges, rudimentäres Organ übrig bleibt, das schließlich auch eliminiert wird. Das Verbindungsglied zwischen Typenkreis M/I und Typenkreis M/II stellt

Typ M/IIa

dar (Abb. 3a). Bezüglich der Blattstellung gleicht er Typ M/Id oder auch Typ M/Ie völlig. Den wesentlichen Unterschied zwischen jungen Pflanzen des Typenkreises I und Typ M/IIa bringen die beiden Pflanzen der Abb. 4 zum Ausdruck. Bei der 1. Pflanze, einem Vertreter des Typenkreises I, setzt die Entwicklung der auf das 1. Primärblatt folgenden Blätter sehr intensiv ein, noch ehe dessen Stiel ganz ausdifferenziert ist. Beim Typ M/IIa dagegen ist erst nach der völligen Ausdifferenzierung des 1. Primärblattes in Spreite und Stiel eine ganz kleine Knospe sichtbar, aus der sich die nächsten Blätter entwickeln werden. Analog zu dieser Hemmung ist eine erhöhte Adventivsproßbildung zu bemerken (etwa 66%). Über 50% dieser Adventivsprosse erreichen die gleiche Höhe wie der Hauptsproß. Typ M/IIa kommt relativ selten vor, häufiger ist

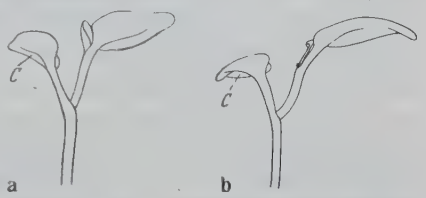

Abb. 4a u. b. Jungpflanzen des Haupttyps *Monokotyl*, die den in der Entwicklungshemmung der Hauptachse bestehenden Unterschied zwischen Typenkreis M/I und Typenkreis M/II zeigen. a Typenkreis M/I; b Typenkreis M/II.

Typ M/IIb

zu beobachten. Er gleicht bis auf die starke Förderung des zum Keimblatt gehörenden Achselsprosses, der in den meisten Fällen die Höhe des Hauptsprosses erreicht, Typ M/IIa. Bildung eines Adventivsprosses am Hypokotyl kommt in 90% der Fälle vor. Dieser ist meist schwächer als der Haupt- bzw. Achselsproß.

Typ M/IIc.

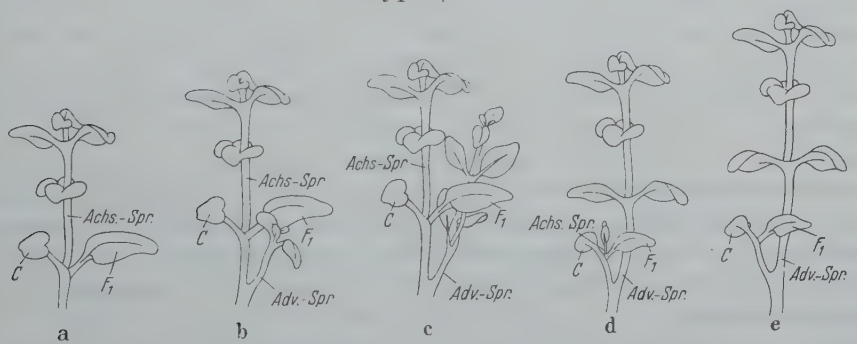

Abb. 5a—e. 5 Varianten vom Typ M/IIc. Allmähliche Reduktion des dem Keimblatt zugehörigen Achselsprosses, der den sekundären Hauptsproß darstellt, verbunden mit zunehmendem Wachstum des Adventivsprosses aus dem Hypokotyl, der bei der letzten Variante zum tertiären Hauptsproß wird.

Die Epikotylentwicklung ist nach der Ausbildung des 1. Folgeblattes und nach der Anlage der Blätter des 2. Wirtels völlig gehemmt, so daß der Achselsproß aus dem Keimblatt zum sekundären Hauptsproß wird. Er drängt das anfänglich

terminal stehende Blatt F_1 mit dem zwischen Keimblattwirtel und 1. Wirtel liegenden Internodium des Epikotyls in seitliche Stellung (Abb. 3b). Aber auch die Ausbildung des Achselsprosses kann unterdrückt werden, so daß der Adventivsproß, der bei etwa 80% aller Typen vorhanden ist, zum Hauptsproß werden muß (Abb. 5a—d).

Typ M/IId

unterscheidet sich vom Typ M/IIc durch den die restliche Hauptachse und das 1. Primärblatt F_1 betreffenden Reduktionsschritt. Dieses beim Typ M/IIc einzige, an der Hauptachse verbliebene Blattorgan wandelt sich mit derselben auf dem Wege über das Schildblatt und Schlauchblatt in ein winziges, dem Keimblatt gegenüberstehendes rudimentäres Gebilde um, das nur in den jüngsten Entwicklungsstadien der Pflanze gut sichtbar ist (Abb. 3c—e). Die Vermutung, es könne sich hier um den rückgebildeten 2. Kotyledo handeln, wird bei genauer Betrachtung seiner Insertion, nämlich an der Basis der von den ursprünglich verwachsenen beiden Kotyledonarstielen gebildeten Scheide, hinfällig. Von allen hier beschriebenen Typen besitzt Typ M/IId die breitesten Kotyledonen.

Typenkreis M/III.

Charakteristisch für Typenkreis M/III ist der völlige Ausfall des Epikotyls, das endgültig durch den zur sekundären Hauptachse gewordenen Achselsproß des Keimblattes ersetzt wird. Im Gegensatz zu den Pflanzen der Typenkreise M/I und M/II bilden alle des Typenkreises M/III am 1. Wirtel 2 bzw. 3 Blätter aus. Trotz dieses grundlegenden Unterschiedes läßt sich ein direkter Anschluß des neuen Typenkreises an die bisher aufgestellte Reduktionsreihe ermöglichen.

Die 2 Blätter des 1. Wirtels sind in der Mehrzahl der Fälle opponiert und stehen transversal zum Keimblatt. Diese Stellung wäre bei einer vorliegenden Synkotylie mit Erhaltung der Hauptachse nur so zu erklären, daß der 1. Folgeblattkreis völlig ausgefallen sein müßte, und die hier in Erscheinung tretenden ersten beiden Blätter diejenigen des 2. Wirtels sind. Übergangsformen, die diesen Schluß begründen könnten, wurden nicht gefunden. Wesentlich näher liegt daher die Deutung, daß bei allen zu diesem Typenkreis gehörenden Typen die eigentliche, aus dem Epikotyl gebildete Hauptachse noch einen Schritt weiter als bei dem letzten Glied des Typenkreises M/II, nämlich bis zu völligem Ausfall des rudimentären Organs reduziert ist und ebenso wie bei diesem, durch den Achselsproß des Synkotyls ersetzt wird. Die häufig auftretende transversale Stellung der 1. Folgeblätter unterstreicht diese Annahme, denn einer allgemein gültigen Regel zufolge stehen die Blätter des 1. Kreises eines Achselsprosses quer zu ihrem Tragblatt.

Bei der Beschreibung der zu diesem Kreis gehörenden Typen wird der Achselsproß des Synkotyls als sekundärer Hautsproß bezeichnet, denn es kann sich ja erneut eine 2. ruhende Knospe in der Achsel des Keimblattes bilden und bei deren Auswachsen wieder ein Achselsproß entstehen (vgl. Typ M/IVa—M/IVe). Wieweit der Ursprung dieses sekundären Achselsprosses auf die Bildungsmöglichkeit serialer Beiknospen zurückzuführen ist, oder ob er den 2. Achselsproß des durch Synkotylie entstandenen Keimblattes darstellt, konnte nicht

geklärt werden. Daß die letzte Deutung möglich ist, beweisen 2 Pflanzen, die schon in ganz jungem Stadium 2 gleichwertige Achselsprosse aus dem Synkotyl gebildet hatten.

Die im Typenkreis M/III in seltenen Fällen auftretende Dreigliedrigkeit des 1. Wirtels, sowie leichte Abwandlungen von der dekussierten Blattstellung in den unteren Kreisen sind charakteristisch für die Achselsprosse des Keimblattes bei anderen Typen von *subconnata I* und brauchen daher nicht als besondere Abweichung gewertet zu werden. Adventivsprosse am Hypokotyl sind häufig vorhanden.

Typ M/III a

ist im Typenkreis M/III die am häufigsten auftretende Erscheinungsform. Er zeichnet sich aus durch die zum Keimblatt transversale Stellung des 1. gleichgroßen

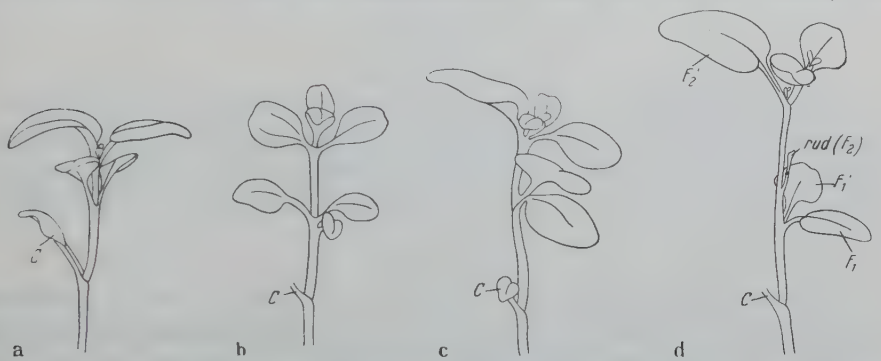

Abb. 6a—d. Jungpflanzen des Haupttyps *Monokotyl*, Typenkreis M/III. a Typ M/IIIa; b Varianten vom Typ M/IIIc; c Typ M/IIId; d Typ M/IIIe.

Folgeblattpaares und bildet damit einen charakteristischen Gegensatz zum Typ M/Ia, bei dem, wie schon beschrieben, die Medianen des 1. Folgeblattpaares in der gleichen Richtung wie die Mediane des Keimblattes liegen. Er stellt einen der am leichtesten erkennbaren Typen dar (Abb. 6a) und ist ohne Schwierigkeiten dem letzten Glied des Typenkreises M/II anzuschließen. Die dem 1. Blattpaar folgenden Wirtel zeigen normal dekussierte Blattstellung. Adventivsprosse werden von etwa 50% der Pflanzen ausgebildet. Davon erreichen etwa 38% die gleiche Länge wie der Hauptsproß, etwa 46% sind kleiner und etwa 16% größer als dieser.

Typ M/III b

stellt eine leichte Abwandlung vom Typ M/IIIa dar. Die Folgeblätter des ersten Kreises F_1 und F_1' sind entweder gleichgroß oder ungleichgroß, wobei das dem Kotyledo zugewandte Blatt kleiner ist. Ihre Mediane steht schräg, meist in einem Winkel von 45° zu der des Keimblattes. Die folgenden Wirtel zeigen in der Mehrzahl der Fälle dekussierte Blattstellung. Adventivsproßbildung am Hypokotyl wie beim Typ M/IIIa.

Typ M/III c

tritt nach Typ M/IIIa am häufigsten auf. Im 1. Laubblattkreis stehen 3, seltener 4 Blätter, deren Lage in bezug auf das Keimblatt nicht einheitlich ist. Auch machen sich bei der Anlegung dieses Wirtels oft Größenunterschiede der drei

Blätter bemerkbar, die sich im Laufe der Entwicklung jedoch ausgleichen (Abb. 6b). Die Blattstellung in den nächsten Wirteln ist in den seltensten Fällen bis zum Beginn der Infloreszenz 3gliedrig, sondern wechselt häufig zur dekussierten Stellung über. Dieser Wechsel, der auf dem Ausfall eines Blattes bzw. der Verwachsung zweier Blätter beruht, findet innerhalb des 2.—5. Wirtels statt, wie es eine Auszählung von 101 Pflanzen zeigt:

Übergang von der Dreizähligkeit zur Dekussation beim Typ M/IIIc:

im	2.	Wirtel	bei	40	Pflanzen	{ 19 ohne / 21 mit	Adventivsproß / „
„	3.	„	„	28	„	{ 12 ohne / 16 mit	„ / „
„	4.	„	„	3	„	{ 1 ohne / 2 mit	„ / „
„	5.	„	„	24	„	{ 10 ohne / 14 mit	„ / „

Die Tabelle gibt gleichzeitig den Anteil (54%) der einen Adventivsproß am Hypokotyl ausbildenden Pflanzen an. Diese können größer sein als der Hauptsproß oder auch gleich groß und in selteneren Fällen, wo eine Verkümmerung des Vegetationspunktes eintritt, auch die Rolle des Hauptsprosses übernehmen (vgl. Typ M/Va).

Typ M/IIId.

Die ursprünglich (Typ M/IIIa) senkrecht zur Mediane des Keimblattes stehenden ersten Folgeblätter sind nicht mehr opponiert, sondern nähern sich einander mehr oder weniger stark meist auf der dem Keimblatt abgewandten, seltener auf der dem Keimblatt zugewandten Seite. Sie können sowohl gleich groß wie auch ungleich groß sein. Ihre Annäherung hat 1. eine Asymmetrie der Blattspreite zur Folge und 2. einen Größenunterschied der Blätter des darauf folgenden 2. Kreises, in dem das größere Blatt über dem größeren Divergenzwinkel des 1. Kreises, also über dem Keimblatt steht (Abb. 6c). Die Blattstellung in den nächsten Wirteln ist normal dekussiert; Adventivsprosse sind bei etwa 39% der Pflanzen vorhanden.

Typ M/IIIe.

Ein weiterer Reduktionsschritt, und zwar das Ausfallen des dem Keimblatt gegenüberstehenden Blattes F_2 aus dem 2. Wirtel führt vom Typ M/IIId zum Typ M/IIIe. Dieses, meist noch gut als rudimentäres Organ sichtbare Blatt F_2 ist in wenigen Fällen im 2. Wirtel inseriert, häufiger an dem unter dem 2. Wirtel befindlichen Internodium zu beobachten (Abb. 6d). Das ihm opponierte Blatt F_2' ist daher etwas größer, steht anfangs infolge einer verzögerten Entwicklung der Endknospe fast terminal und wird erst bei deren Auswachsen in seine normale Stellung zurückgedrängt. Sein Achselsproß ist in vielen Fällen sehr zeitig entwickelt. Vereinzelt kommt es auch vor, daß an Stelle von Blatt F_2 das Blatt F_2' rudimentär wird. Bezüglich der Blattstellung oberhalb des 2. Wirtels sind zwei Varianten vom Typ M/IIIe zu unterscheiden. Bei der 1. Variante ($M/IIIe_1$) erfolgt normal dekussierte Blattstellung, bei der 2. Variante ($M/IIIe_2$) Dreigliedrigkeit der Wirtel. Etwa 32% der Pflanzen dieses Typs haben Adventivsprosse am Hypokotyl.

Typenkreis M/IV.

Er schließt an das letzte Glied des Typenkreises M/III an. Die wie in diesem ebenfalls vorhandene, aus dem Achselsproß des Synkotyls bestehende sekundäre Hauptachse unterliegt einer Entwicklungshemmung, die bis zur fast vollständigen Reduktion dieses Organs führt. Sie wird ersetzt durch die beiden, als tertiäre Hauptsprosse bezeichneten, gleichwertigen Achselsprosse aus dem 1. Folgeblattwirtel. Häufig erfolgt zusätzliche Entwicklung eines sekundären Achselsprosses aus dem Keimblatt (vgl. Ausführungen zum Typenkreis M/III), sowie von Adventivsprossen aus dem Hypokotyl, die auch zur Blüte kommen, so daß die Pflanzen ein buschiges Aussehen erhalten können.

Typenkreis M/IV wird ferner charakterisiert durch 2 transversal zum Keimblatt stehende Folgeblätter von normaler Form und Größe. Während ihrer

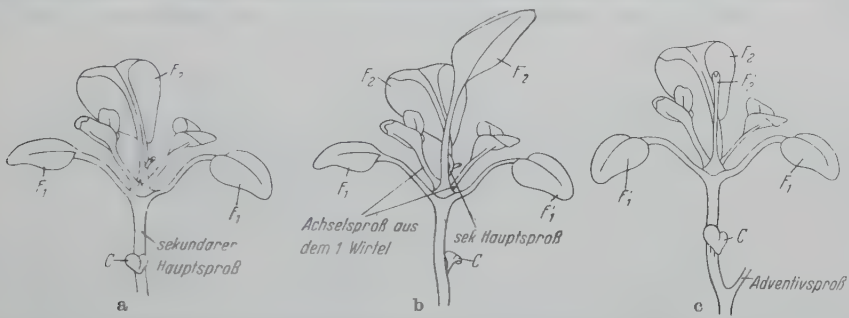

Abb. 7 a—c. Jungpflanzen des Haupttyps *Monokotyl*, Typenkreis M/IV. a Typ M/IVa; b Typ M/IVb; c Typ M/IVc.

Ausdifferenzierung tritt bei den ersten Typen dieses Kreises eine Verzögerung in der Entwicklung des sekundären Hauptsprosses ein.

Die Typen dieses Kreises können außer in der eben dargestellten Weise auch als Adventivsprosse eines keinen Vegetationspunkt mehr entwickelnden oder zu einem Schlauchblatt umgebildeten Keimblattes auftreten (vgl. Typenkreis M/V und Haupttyp Unifazial).

Typ M/IVa

ist anzuschließen an die obenerwähnte Ausnahmeform des Typs M/IIIe, bei der das über dem Kotyledo stehende Blatt F_2' des 2. Folgeblattkreises rudimentär wird. Beim Typ M/IVa fällt es meist völlig aus, nur bei etwa $^1/_3$ der Individuen steht es noch als kaum sichtbarer punktförmiger Auswuchs dicht über dem 1. Wirtel zwischen den beiden stark entwickelten Achselsprossen des 1. Folgeblattkreises. Das Internodium zwischen dem 1. und 2. Folgeblattwirtel ist wesentlich, in einigen Fällen bis auf wenige Millimeter verkürzt. Das andere Blatt des 2. Wirtels, F_2, ist extrem groß, hat einen sehr langen Stiel und steht in den jungen Entwicklungsstadien der Pflanze terminal (Abb. 7a). Eine weitere Hemmungserscheinung des sekundären Hauptsprosses liegt darin, daß er bei einigen Pflanzen dieses Typs nicht mehr zur Blütenbildung gelangt. An seine Stelle treten die aus den Achselsprossen des 1. Folgeblattpaares bestehenden tertiären Hauptsprosse. Adventivsproßbildung aus dem Hypokotyl kommt bei etwa 42% der untersuchten Pflanzen vor.

Typ M/IVb

ist ebenfalls vom Typ M/IIIe abzuleiten. Das Internodium des sekundären Hauptsprosses zwischen dem 1. und 2. Wirtel, dessen Länge beim Typ M/IVa auf ein Minimum reduziert war, fällt völlig aus, so daß der 1. Wirtel scheinbar 4blättrig ist (Abb. 7b). Bei einer Auszählung von jungen Pflanzen ergab sich, daß in 50% der Fälle die Achselsprosse des 1. Wirtels dem sekundären Hauptsproß gleichwertig waren, in 25% schwächer und in 25% kräftiger als dieser, doch kann sich dieses Verhältnis mit fortschreitender Entwicklung wieder verschieben.

Typ M/IVc.

Ein den Typ M/IVb betreffender Reduktionsschritt, nämlich vollständiger Ausfall des Hauptvegetationspunktes und damit auch der sekundären Hauptachse nach Bildung des scheinbar 4blättrigen 1. Wirtels führt zum TypM/IVc

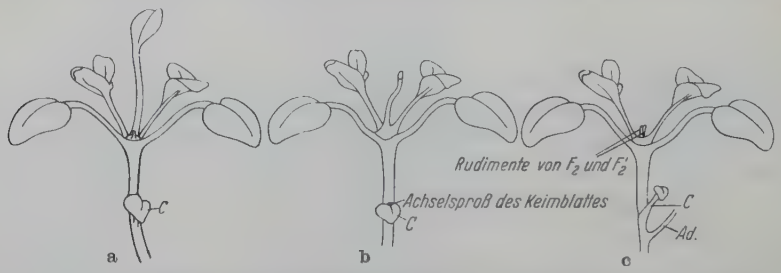

Abb. 8a—c. Jungpflanzen des Haupttyps *Monokotyl*, Typenkreis M/IV. a Typ M/IVd; b Übergangsform zwischen Typ M/IVd und Typ M/IVe; c Typ M/IVe.

(Abb. 7c). Das 2. Folgeblattpaar F_2/F_2' ist bei 66% der untersuchten Pflanzen voll entwickelt; bei dem Rest macht sich schon die Reduktion des einen Blattes bemerkbar, indem die Spreite schmal oder schlauchblattähnlich wird. Die Blätter des 1. Wirtels stehen nicht immer opponiert, sondern können auch einander genähert sein, entweder nach der Seite des Kotyledos hin oder nach der dem Kotyledo abgewandten Richtung.

Typ M/IVd

kann einmal vom Typ M/IVa oder vom Typ M/IVb über beobachtete Zwischenformen, jedesmal infolge zweier Reduktionsschritte abgeleitet werden. Im 1. Fall wird zuerst der Vegetationspunkt der sekundären Hauptachse und darauf das Internodium zwischen dem 1. und 2. Wirtel reduziert. Bei der 2. Möglichkeit kommt erst F_2 in Fortfall und darauf die sekundäre Hauptachse. Als Endresultat verbleibt eine Pflanze, bei der F_2' im 1. Kreis stehend, kräftig entwickelt, und F_2 ausgefallen ist (Abb. 8a). Von hier aus führt ein weiterer Schritt — Reduktion von F_2 — oft über Umwandlung der Lamina zu einem Schlauchblatt (Abb. 8b) zum

Typ M/IVe,

dem letzten Glied dieses Typenkreises. F_2 sowohl wie F_2' stehen als Rudimente im 1. Wirtel bzw. sind überhaupt nicht mehr als solche zu erkennen (Abb. 8c). In diesem Typ liegt die klare Ausprägung einer scheinbaren Dichotomie vor. Häufig wird die basitone Förderung der Pflanzen durch Austreiben von Adventivsprossen am Hypokotyl und des dem Keimblatt zugehörigen Achselsprosses noch unterstrichen.

Die Neigung zur Ausbildung von Adventivsprossen in Abhängigkeit von der Stärke der Hemmungserscheinung konnte bei allen Gliedern der bisher aufgestellten Reihe beobachtet werden. Auch die Ausbildungsstärke der am Hypokotyl beobachteten Adventivsprosse ist vom Grad der Hemmung abhängig, so daß diese sich hinsichtlich ihrer Beziehung zum Hauptsproß in 3 Gruppen anordnen lassen:

1. in solche Adventivsprosse, die kleiner sind als der Hauptsproß und während der ganzen Vegetationsperiode der Pflanze nicht zur Blüte kommen;
2. in solche, die gleiche Größe und gleichen Entwicklungsgrad wie der Hauptsproß erreichen;
3. in solche, die infolge einer Reduktion des Hauptsprosses größer sind als dieser und dessen Funktion übernehmen.

Von dieser letzten Gruppe abzuleiten ist

Typenkreis M/V.

Er wird charakterisiert durch vollständige Reduktion des bei den Typenkreisen M III und M/IV mehr oder weniger stark ausgebildeten, zum sekundären Hauptsproß gewordenen Keimblattachselsprosses. Nach der Entwicklung des einen Keimblattes hat die Pflanze in den meisten Fällen nur noch die Fähigkeit, mit Hilfe eines oder mehrerer aus dem Hypokotyl entspringender Adventivsprosse zu regenerieren. Für diese sind alle Ansatzmöglichkeiten am Wurzelhals gegeben. Die hier zum Hauptsproß gewordenen Adventivsprosse des Typenkreises M V besitzen größtenteils normal dekussierte Blattstellung. Relativ häufig ist daneben Dreigliedrigkeit der Wirtel zu beobachten; auch kommen Adventivsprosse vor, bei denen die Achselsprosse des 1. Wirtels stark entwickelt sind, so daß eine scheinbare Dichotomie entsteht, ähnlich, wie sie der sekundäre Hauptsproß des Typenkreises M/IV aufweist. Eine diesbezügliche Auszählung hatte z. B. folgendes Ergebnis:

Wuchsform des Adventivsprosses	Anzahl der Pflanzen
Normal dekussiert	19
Dreigliedrigkeit der Wirtel	9
Entwicklung der Achselsprosse des 1. Wirtels unter gleichzeitiger Reduktion der Hauptachse (analog dem Verhalten des sekundären Hauptsprosses bei den Typen M/IVb—e)	16
Anomal (nicht zu klassifizieren)	7

Typ M/Va

schließt an das letzte Glied des Typenkreises M/IV an. Denkt man sich die Reduktion des sekundären Hauptsprosses vom Typ M/IVe noch weiter fortgesetzt und zugleich diejenige der Achselsprosse aus dem 1. Wirtel, die ihn ersetzen, so entsteht eine Pflanze, bei der der sekundäre Hauptsproß nur noch als ein, zwei winzige Blättchen ausbildender Vegetationspunkt an der Grenze zwischen Hypokotyl und Kotyledonarstiel vorhanden ist. Abb. 9a veranschaulicht diesen, relativ selten vorkommenden Typ M/Va.

Der häufigste Vertreter des Typenkreises M/V ist

Typ M/Vb.

Der ursprünglich bifaziale Kotyledonarstiel geht in den unifazialen Zustand über, d. h. es ist auch möglich, daß eine vollständige Reduktion des Kotyledonar-

stieles erfolgt, und das Keimblatt direkt dem zylindrisch gebauten Hypokotyl aufsitzt. Anatomische Untersuchungen hierüber wurden nicht durchgeführt. Infolgedessen fällt das Knospenrudiment an der Basis des Kotyledonarstieles völlig aus. An der Übergangszone zwischen dem unifazialen Stiel und der bifazialen Spreite kommt es infolge der Einengung der Blattoberseite zugunsten der Blattunterseite zur Verschmelzung der beiden Blattränder, die meist in spitzem Winkel aufeinander zulaufen (Abb. 9b). Infolge dieses Verhaltens bildet Typ M/Vb die Voraussetzung für das Zustandekommen einiger Varianten des Haupttyps Unifazial, jedoch muß vor diesem noch

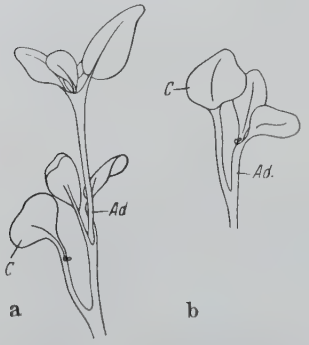

Abb. 9a u. b. Jungpflanzen des Haupttyps *Monokotyl*, Typenkreis M/V. a Typ M/Va; b Typ M/Vb (*Ad.* Adventivsproß).

Typ M/Vc

erwähnt werden. Er ist das reduzierteste Glied des Typenkreises M/V und tritt sehr selten auf. Er wird durch Pflanzen dargestellt, bei denen weder die Plumula noch Adventivsprosse zur Entwicklung kommen. Der Kotyledo ist dicker und von dunklerer Farbe als bei den bisher beschriebenen Typen und von lederigem Aussehen. Die Pflanzen können wochenlang am Leben bleiben, wobei außer der Vergrößerung des Kotyledos auf ungefähr das Doppelte keine weitere Veränderung an ihnen zu bemerken ist.

Haupttyp Unifazial.

Das beim Haupttyp *Monokotyl* vorkommende, durch einseitig marginale Fusion der Blattspreiten beider Kotyledonen entstandene einzige Keimblatt wird hier zum Schildblatt bzw. Schlauchblatt, in seltenen Fällen auch zu einem Blatt mit Doppelspreitigkeit umgewandelt. Voraussetzung für alle derartig abweichenden Blattbildungen ist fast immer eine Unifazialität des Blattstieles (TROLL 1932). Diese trat bei der hier beschriebenen Reihe zum ersten Mal beim Haupttyp *Monokotyl*, Typ M/Vb auf, so daß Haupttyp *Unifazial* an diesen Typ anzuschließen ist. Infolge der stufenweise erfolgten Umgestaltung der ursprünglich gegenständigen normalen Kotyledonen über einseitige Fusion der Spreitenränder, unifaziale Gestaltung des Kotyledonarstieles bis zur Umwandlung des Synkotyls in ein Schlauchblatt usw. ist es erklärlich, daß die Ausbildung und Entwicklung der Plumula beim letzten Haupttyp nicht mehr erfolgen kann. Daher regenerieren alle zu diesem Haupttyp gehörenden Pflanzen mit Ausnahme des letzten, nicht mehr lebensfähigen Gliedes der ganzen Reihe mit Hilfe von Adventivsprossen aus dem Hypokotyl. Bezüglich deren Blattstellung sei auf die Adventivsprosse des Haupttyps *Monokotyl*, Typenkreis M/V, verwiesen.

Typ Ua

tritt sehr selten auf und stellt auch kein für die Kontinuität der Reihe notwendiges Glied dar, soll aber der Vollständigkeit halber erwähnt werden. Die hier erfolgten Verwachsungserscheinungen an den Kotyledonen erinnern an die sehr stark abgeleiteten diplophyllen Blattformen, die TROLL (1931) beschrieben hat. Die Diplophyllie beruht auf einer mehr oder minder tiefgreifenden Entfaltungs-

hemmung, die im wesentlichen auf eine Beibehaltung der Knospenlage zurückzuführen ist, wobei die Unifazialität nicht nur auf den eigentlichen Stielbereich beschränkt bleibt, sondern sich auch auf die Basis der Lamina erstreckt. Infolgedessen sind neben den beiden Spreitenflügeln noch zwei weitere vorhanden, so daß das Blatt oft eine vierflügelige Querschnittsform aufweist.

Diese charakteristische Querschnittsform ist bei den gut entwickelten Vertretern des Typs Ua zwar auch vorhanden, doch scheint das Zustandekommen derselben auf einem anderen Wege erfolgt zu sein, nämlich nicht durch Umwandlung eines Blattorgans, sondern durch Verwachsung von 2 Blättern. Es scheint, daß an Stelle der marginalen eine ventrale Fusion der Keimblätter vorliegt und

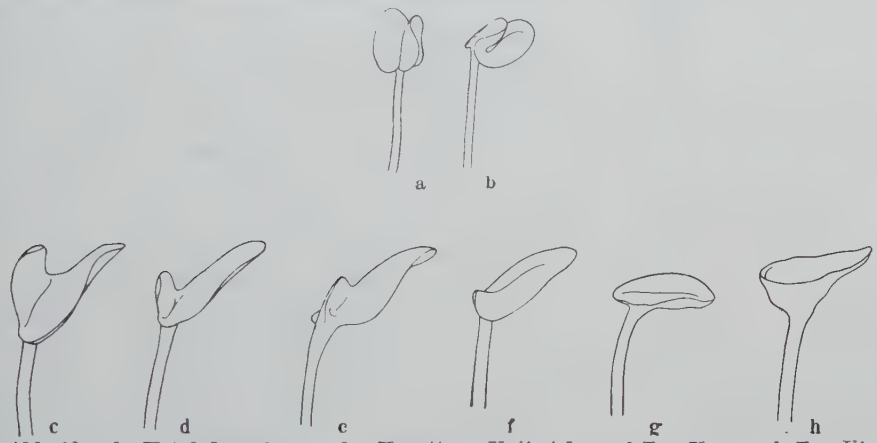

Abb. 10a—h. Kotyledonenformen des Haupttyps *Unifazial*. a—f Typ Ua; g u. h Typ Ub.

zwar derart, daß die beiden Mittelrippen der mit den beiden Oberseiten aufeinanderliegenden Kotyledonen miteinander verwachsen. Die Spreitenhälften der aufeinanderliegenden Blätter sind jeweils zurückgeschlagen und mehr oder weniger eingerollt (Abb. 10a und b). Es ist erklärlich, daß der Vegetationspunkt in diesen Fällen keinen Platz zur Entfaltung hat. Alle Vertreter dieses Typs sind infolgedessen nur mit Hilfe von Adventivsprossen aus dem Hypokotyl lebensfähig.

Es gibt eine Anzahl von Varianten vom Typ Ua (Abb. 10c—f), deren Entstehung sich so deuten läßt, daß der an dem Verwachsungsprodukt noch zu erkennende eine Kotyledo allmählich immer kleiner wird und bei den letzten Gliedern nur noch als Ausstülpung des Spreitenrandes seines Partners in Erscheinung tritt.

Typ Ub.

Da die Aufgliederung der mannigfaltigen peltaten wie schlauchblattartigen Keimblattformen in einzelne Typen zu weit führen würde, werden sie alle als Varianten eines einzigen Typs zusammengefaßt. Die ersten Varianten entstehen dadurch, daß der quer über den Blattstiel bzw. die Spreitenbasis verlaufende Randabschnitt des Blattes zusammen mit der übrigen Spreite die Entwicklung aufnimmt. Es sind dies die peltaten Keimblätter, also diejenigen, deren Stiel der Lamina nicht am Rande, sondern auf der Unterseite eingefügt ist. Es finden sich beim Typ Ub alle Übergänge von fast marginalem Stielansatz über

subpeltate Ausbildung bis zur charakteristischen Peltation mit in der Mitte der Spreite inseriertem Stiel (Abb. 10g).

Die sich hier anschließenden Varianten des Typs Ub sind die Schlauchblätter, die eine Modifikation der Schildform bzw. des Randwachstums derselben darstellen. Es sind Blattorgane, welche einen von der Blattfläche umschlossenen Hohlraum bilden, und zwar in diesem Fall sog. Epiascidien. Ihre Entstehung ist immer eine Folge peltater Blattgestaltung. Die basale Querzone des Spreitenrandes wächst nicht nach unten aus wie beim Schildblatt, sondern schräg nach oben. Infolgedessen wird die Spreite zu einem Schlauch.

Es sind alle möglichen Ausbildungsgrade der Schlauchbildung realisiert. Es gibt Formen, deren ventrale Wand nicht die gleiche Höhe, wie der Rücken der Spreite erreicht (Abb. 10h) und solche, bei denen ein gleichmäßiges Wachstum von Ventral- und Dorsalseite symmetrisch gestaltete Becher bedingt. Durch Verschiebung des Verhältnisses zwischen radialem und tangentialem Randwachstum wird die Entstehung aller Übergänge zwischen flachen, offenen oder tiefen, geschlossenen Bechern ermöglicht. Bei den letzten ist das tangentiale Randwachstum zugunsten des radialen vermindert. Es kann auch fast ganz unterbleiben, und es resultieren dann die auf Abb. 11 dargestellten Individuen, deren reduzierteste Form Fig. c zeigt. Diese, allerdings sehr selten auftretenden, die Testa nicht mehr abwerfenden und infolge ihrer Unfähigkeit zu assimilieren sehr häufig nicht mehr lebensfähigen Gebilde stellen das letzte morphologisch erfaßbare Glied der hier beschriebenen Reduktionsreihe dar.

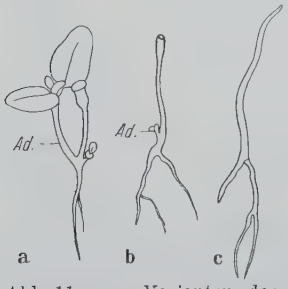

Abb. 11a c. Varianten des Haupttyps *Unifazial*, Typ Ub. a Großes, gut entwickeltes Schlauchblatt; b reduziertes Schlauchblatt; c reduzierteste, nicht mehr lebensfähige Form ohne Schlauchblattbildung. Testa künstlich entfernt.

In dem großen Beobachtungsmaterial, das während der Dauer von 2 Jahren geprüft werden konnte, fanden sich 3 Individuen, bei denen der Vegetationspunkt infolge der Verwachsung nicht unterdrückt, sondern noch entwicklungsfähig war und aus dem Becher, allerdings nur schwach, herauswuchs. Der Hauptsproß wurde jedoch auch hier, wie in allen anderen Fällen, mit Ausnahme der eben erwähnten reduziertesten Typen, durch einen Adventivsproß aus dem Hypokotyl gebildet.

Eine Parallele zu den hier dargestellten Ergebnissen findet sich bei DE VRIES (1903), der sich vornehmlich mit dem Studium trikotyler Rassen beschäftigt hat. Er beobachtete jedoch in gleicher Weise das Phänomen der Synkotylie als erbliche Anomalie und gelangte auf Grund von Studien an den verschiedensten Objekten zu folgender Feststellung, die ich als Abschluß der bei *Antirrhinum* vorliegenden Verhältnisse anführen möchte: „Wie die Trikotylie, so steht auch die Synkotylie häufig in Verbindung mit Störungen in der normalen Blattstellung im späteren Leben der Pflanze. Oft ist die Störung nur eine geringe, nicht selten aber folgt auf das synkotyle Organ bei Arten mit dekussierter oder doch anfangs dekussierter Blattstellung ein Knoten mit nur einem Blatte, welches dann dem Synkotyl gegenüberzustehen pflegt. Meist folgen dann weitere Störungen, wie

ungleiche Größe der Blätter eines Paares, 2gipfelige Blätter usw. und nicht selten kommen solche in denselben Kulturen, auch sofort oberhalb der Kotylen vor."

Keimpflanzen mit Schlauchblättern, als „Amphisynkotyle" bezeichnet, wurden gleichfalls von ihm, oft in Verbindung mit synkotylen Formen beobachtet, so z. B. bei *Helianthus annuus syncotyleus*, *Mercurialis annua*, *Centhranthus macrosiphon*, in seltenen Fällen auch bei *Sinapis alba* und *Antirrhinum majus*.

Ein zusammenfassender Überblick über die vorliegende Reduktionsreihe zeigt, daß mit zunehmender Verwachsungstendenz der Kotyledonen (vgl. Morphologie der Keimblätter, S. 96) eine Reduktion der ursprünglich aus dem Epikotyl bestehenden Hauptachse parallel geht. Diese reduzierte Hauptachse wird nacheinander durch 3 verschiedene andere Sprosse: Achselsproß des Keimblattes, dessen erste Seitensprosse, Adventivsproß aus dem Hypokotyl und bei dem letzten Glied der Reihe überhaupt nicht mehr ersetzt.

Bei der Beschreibung der Typen wurde bewußt auf die Angabe ihres prozentualen Anteils, bezogen auf die Gesamtreihe, verzichtet, da nur die Kontinuität in morphologischer Hinsicht aufgezeigt werden sollte. Es ist dazu zu bemerken, daß

Tabelle 1. *Morphologische Charakterisierung der die Variabilität des Gens subconnata I kennzeichnenden Klassen sowie Individuenverteilung in Prozent bei 2 in den Jahren 1948 und 1949 erfolgten Auszählungen.*

	Klasse I	Klasse II	Klasse III		Klasse IV		Klasse V	Klasse VI
	Haupttyp Pseudonormal	Haupttyp Hemisynkotyl	Haupttyp Monokotyl Typenkreis I	Haupttyp Monokotyl Typenkreis II	Haupttyp Monokotyl Typenkreis III	Haupttyp Monokotyl Typenkreis IV	Haupttyp Monokotyl Typenkreis V	Haupttyp Unifazial
Anzahl der Kotyledonen	2	2	1	1	1	1	1	1
Verwachsungsgrad der Kotyledonen (Längen-Breiten-Index)	98,50	98,50	133,40	139,70	125,25		111,70	—
Hauptsproß besteht aus	Epikotyl	Epikotyl	Epikotyl	Epikotyl (reduziert)	Achselsproß des Keimblattes	Achselsproß des Keimblattes (reduziert)	Adventivsproß aus dem Hypokotyl	Adventivsproß aus dem Hypokotyl
Hauptsproß wird bei Reduktion ersetzt durch	—			Achselsproß des Keimblattes	—	2 Achselsprosse des 1. Wirtels und Adventivsprosse		
Auszählung 1948 ($n = 2366$)	3,51	3,42	16,15	6,00	40,19	1,65	21,09	7,99
Auszählung 1949 ($n = 2120$)	1,04	0,99	16,70	6,37	41,70	6,70	18,86	7,64

einzelne Typen sehr häufig, andere dagegen außerordentlich selten auftraten. Das Auffinden der seltenen Formen, soweit sie ein Verbindungsglied in einer anfangs noch bestehenden Lücke der Reihe darstellten, war daher von um so größerer Bedeutung. Trotz der sehr ausführlich erscheinenden Aufgliederung in einzelne Typen konnten doch noch nicht alle vorkommenden Formen beschreibend erfaßt werden, zumal es sich bei den meisten um mehr oder weniger abweichende Varianten eines bestimmten Typs handelt, deren morphologischer Wert hinsichtlich der gesamten Reihe von untergeordneter Bedeutung ist. Auf

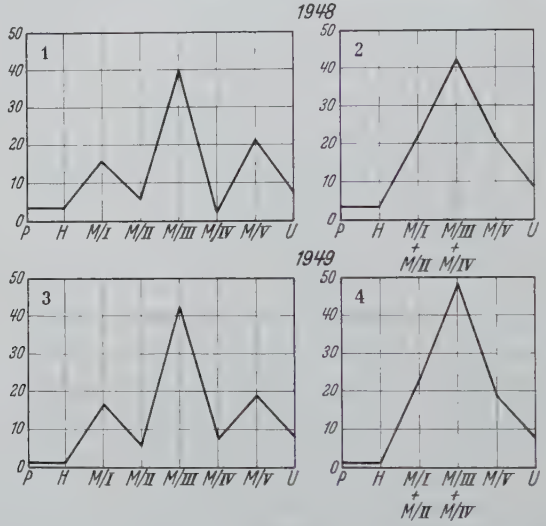

Abb. 12. Variationskurven der durch das Gen *subconnata I* von *Antirrhinum majus* bedingten morphologischen Wuchstypen nach 2 in den Jahren 1948 und 1949 erfolgten Auszählungen. Ordinate: Häufigkeit in Prozent der insgesamt untersuchten Individuen, Abszisse: Angabe der morphologischen Haupttypen bzw. Typenkreise. Nähere Erklärung im Text. Fig. 1 und 2: Versuch 1948, n = 2366; Fig. 3 und 4: Versuch 1949, n = 2120.

ihr Vorkommen wurde daher nur bei den entsprechenden Typenbeschreibungen hingewiesen.

Bei der Berücksichtigung des mengenmäßigen Anteils der bisher unter morphologischen Gesichtspunkten betrachteten Typen läßt sich auch eine Kontinuität hinsichtlich der Variabilität des durch das Gen *subconnata I* bedingten Merkmals nachweisen. Die hierfür erforderliche Klasseneinteilung richtet sich im wesentlichen nach der morphologischen Gliederung, also nach den 4 Haupttypen, wobei Haupttyp *Monokotyl* noch in seine 5 Typenkreise unterteilt wird. Tabelle 1 gibt noch einmal eine zusammenfassende Übersicht über die hierfür maßgebenden Gesichtspunkte, nämlich Anzahl und Verwachsungsgrad der Kotyledonen (ausgedrückt durch den Mittelwert des Breiten-Längen-Index, vgl. Morphologie der Keimblätter) und den Teil der Pflanze, der in den häufigsten Fällen Hauptsproßfunktion übernimmt, bzw. das Organ, das bei Reduktion des „Hauptsprosses" diesen ersetzt. Gleichzeitig bringt sie die prozentuale Individuenverteilung für diese Klassen von 2 in den Jahren 1948 und 1949 erfolgten Auszählungen. Die beiden nach diesen Werten konstruierten Kurven (Abb. 12, Fig. 1 und 3) weisen infolge der starken Minima bei den Typenkreisen M/II und M/IV 3 Gipfel auf. Da jedoch Typenkreis M/II wie auch Typenkreis

M/IV jeweils nur die Reduktionsform des vorhergehenden Typenkreises darstellen, und infolgedessen nur durch einen kleineren Prozentsatz vertreten sind, kann man die Typenkreise M/I und M/II bzw. M/III und M/IV zusammen betrachten und erhält dann klare eingipfelige Kurven. Für die Darstellung der Variabilität sind daher folgende 6 Klassen maßgebend:

1. Klasse: Haupttyp *Pseudonormal*,
2. „ „ *Hemisynkotyl*,
3. „ „ *Monokotyl*, Typenkreis M/I + M/II,
4. „ „ *Monokotyl*, Typenkreis M/III + M/IV,
5. „ „ *Monokotyl*, Typenkreis M/V,
6. „ „ *Unifazial*.

Die für die Jahre 1948 und 1949 gefundenen Werte werden durch die auf Abb. 12, Fig. 2 und 4 ersichtlichen Kurven veranschaulicht. Diese zeigen in ihrem Verlauf eine auffallende Übereinstimmung mit einem jeweils bei Klasse 4 liegenden Mittelwert, d. h. die Individuen, die den morphologischen Typenkreisen M/III und M/IV angehören, deren Hauptsproß also durch den Achselsproß des Keimblattes ersetzt ist, und bei denen eine mittelstarke Verschmelzung der beiden Kotyledonen erfolgte, bilden den mengenmäßig größten Anteil der durch das Gen *subconnata I* bedingten Wuchsformen.

Der im folgenden angeführte, den Abschluß des Kapitels „Morphologie der Keim- und Jungpflanzen" bildende „Bestimmungsschlüssel" gibt eine kurz gefaßte Übersicht über die Typen der Reduktionsreihe.

Bestimmungsschlüssel für die durch das Gen subconnata I bedingten Keim- und Jungpflanzentypen.

1a) Zwei freie Kotyledonen
  2a) Kotyledonen gegenständig, Divergenz 180°. . . . . 1. Haupttyp: *Pseudonormal*
  2b) Kotyledonen seitlich einander genähert, Divergenz < 180°. . . . 2. Haupttyp: *Hemisynkotyl*
    3a) Divergenz der Kotyledonen < 180° — > 90° . . . . . Typ Ha
    3b) Divergenz der Kotyledonen etwa 90° . . . . . Typ Hb
    3c) Divergenz der Kotyledonen < 90° . . . . . Typ Hc
    3d) Spreiten der Kotyledonen überdecken sich teilweise, Stiele zum Teil verwachsen . . . . . Typ Hd
1b) Kotyledonen verwachsen
  2a) Kotyledonen flach, einseitig mit den Rändern verwachsen, Kotyledonarstiel meist bifazial . . . . . 3. Haupttyp: *Monokotyl*
    3a) Epikotyl stets vorhanden, zuweilen mehr oder weniger reduziert
      4a) Epikotyl normal entwickelt; das dem Keimblatt gegenüberstehende Folgeblatt immer sehr groß, jedoch normal geformt. Achselsproß des Keimblattes allermeist fehlend oder schwach entwickelt, gelegentlich Adventivsprosse am Hypokotyl auftretend . . . . . Typenkreis M/I
        5a) Die beiden ersten Folgeblätter gegenständig, das dem Keimblatt abgewendete meist größer, folgende Quirle 2gliedrig . . . . . Typ M/Ia
        5b) Die beiden ersten Folgeblätter wechselständig, das untere, dem Keimblatt abgewendete, größer, folgende Quirle meist 2gliedrig . . . . . Typ M/Ib

5c) Die beiden ersten Folgeblätter wechselständig, das 2., 3. und 4. Folgeblatt in einem Quirl, die darauf folgenden Blätter allermeist in 2gliedrigen Quirlen . . . Typ M/Ic

5d) Die beiden ersten Folgeblätter wechselständig, das 2. bis 4. Folgeblatt in 3gliedrigem Quirl, die folgenden Quirle allermeist 3gliedrig . . . . . Typ M/Id

5e) Die beiden ersten Folgeblätter wechselständig, 2. bis 4. Folgeblatt quirlig, das 2. mit einem der beiden folgenden verwachsen, folgende Quirle 2gliedrig . . Typ M/Ie

5f) Die beiden ersten Folgeblätter wechselständig; 2. bis 4. Folgeblatt verwachsen, daher häufig extrem groß und schüsselförmig, folgende Quirle 3gliedrig . . . . . Typ M/If

4b) Epikotyl anfangs oder dauernd in der Entwicklung gehemmt, in diesem Fall stets Achselsproß des Synkotyls vorhanden, allermeist auswachsend, daneben meist Adventivsproßbildung am Hypokotyl (zum Teil auch auswachsend). Das dem Keimblatt gegenüberstehende Folgeblatt sehr häufig schmal und lang, größer als normal. Es wird mit dem Rest der Hauptachse in einigen Fällen zum Schildblatt oder zu einem Schlauchblatt reduziert, im Extrem vollständig eliminiert . . . . . Typenkreis M/II

5a) Epikotylentwicklung während der Ausdifferenzierung des Stieles des 1. Folgeblattes gehemmt. Blattstellung wie Typ M/Ie oder M/Id. Achselsproß des Synkotyls nicht auswachsend . . . . . Typ M/IIa

5b) Wie voriger Typ, jedoch Förderung des zum Keimblatt gehörenden Achselsprosses. Dieser meist von gleicher Höhe wie der Hauptsproß . . . . . Typ M/IIb

5c) Epikotylentwicklung nach Anlage des 2. Wirtels aufhörend. Hauptsproß in den meisten Fällen durch Achselsproß des Synkotyls ersetzt, seltener durch Adventivsproß aus dem Hypokotyl . . . . . Typ M/IIc

5d) Epikotylrest mit erstem Folgeblatt als Schildblatt, Schlauchblatt oder rudimentäres Gebilde, das dem Synkotyl gegenübersteht, sichtbar. Achselsproß des Synkotyls bzw. Adventivsproß aus dem Hypokotyl übernehmen Hauptsproßfunktion . . . . . Typ M/IId

3b) Epikotyl vollständig geschwunden

4a) Achselsproß des Synkotyls wird sekundäre Hauptachse. Erster Wirtel besitzt 2 (häufig transversal zum Keimblatt stehende) oder 3 Blätter. Adventivsprosse am Hypokotyl häufig vorhanden . . . . . Typenkreis M/III

5a) Erstes Folgeblattpaar gleichgroß, steht transversal zum Keimblatt, folgende Quirle 2gliedrig . . . . . Typ M/IIIa

5b) Erstes Folgeblattpaar häufig ungleich groß, seine Mediane schräg zur Mediane des Keimblattes stehend. Folgende Wirtel 2gliedrig. . . . . Typ M/IIIb

5c) Im 1. Folgeblattkreis 3, seltener 4 Blätter. Die Dreigliedrigkeit geht in den unteren 5 Wirteln, die Viergliedrigkeit im 2. Folgeblattwirtel zur Dekussation über Typ M/IIIc

5d) Die ersten, häufig asymmetrisch, manchmal ungleich großen Folgeblätter meist auf der dem Keimblatt abgewandten Seite einander genähert. Blätter des 2. Kreises ungleich groß. Blattstellung normal dekussiert . Typ M/IIId

5e) Erste Folgeblätter wie voriger Typ. Das dem Keimblatt gegenüberstehende kleinere Blatt des 2. Wirtels rückgebildet, sein Rudiment oft dem 1. Wirtel mehr oder weniger genähert. Oberhalb des 2. Wirtels Zwei- oder Dreigliedrigkeit . . . . . Typ M/IIIe

4b) Die aus dem Achselsproß des Synkotyls bestehende sekundäre Hauptachse schwach entwickelt, wird bis auf den ersten Wirtel reduziert, dessen Achselsprosse tertiäre Hauptsprosse bilden; also sekundäre Hauptachse sich scheinbar gabelnd. Blätter des 1. Wirtels stehen transversal zum Keimblatt: nach ihrer Ausdifferenzierung vorübergehende Entwicklungshemmung der Pflanze. Häufig zusätzliche Entwicklung eines Achselsprosses aus dem Keimblatt wie auch von Adventivsprossen aus dem Hypokotyl . . . . . Typenkreis M/IV

5a) Sekundärer Hauptsproß in der Entwicklung mehr oder weniger gehemmt. Internodium zwischen 1. und 2. Wirtel verkürzt. Ein Blatt des 2. Wirtels ausgefallen, das zweite extrem groß. Achselsproß aus dem 1. Wirtel auswachsend . . . . . Typ M/IVa

5b) Entwicklung des sekundären Hauptsprosses leicht gehemmt. Internodium zwischen 1. und 2. Wirtel ausgefallen, also scheinbarer 1. Wirtel 4blättrig. Gleichzeitig Achselsprosse aus dem 1. Wirtel zu tertiären Hauptsprossen entwickelt. . . . . Typ M/IVb

5c) Entwicklung des sekundären Hauptsprosses mit Bildung des scheinbaren 1. 4blättrigen Wirtels abgeschlossen. Ein Blatt desselben zeigt häufig Reduktionserscheinungen (reduzierte Lamina, Schlauchblattbildung). Achselsprosse aus dem 1. Wirtel zu tertiären Hauptsprossen entwickelt . . . . . Typ M/IVc

5d) Wie voriger Typ, jedoch 1 Blatt des 2. Wirtels ganz ausgefallen, das 2. zeigt Reduktionserscheinungen, scheinbarer 1. Wirtel also 3blättrig . . . . . Typ M/IVd

5e) Entwicklung des sekundären Hauptsprosses nach Ausbildung des 1. Wirtels abgeschlossen. Blätter des zweiten Folgeblattkreises als Rudimente im 1. Wirtel sichtbar oder völlig ausgefallen. Achselsprosse aus dem 1. Wirtel werden tertiäre Hauptsprosse. Häufig Bildung eines Achselsprosses aus dem Keimblatt . . . Typ M/IVe

4c) Achselsproß des Keimblattes als winziges Rudiment vorhanden oder völlig reduziert. Ein Adventivsproß aus dem Hypokotyl wird definitive Achse oder keinerlei Bildung von Adventivsprossen . . . . . Typenkreis M/V

5a) Kotyledonarstiel normal, an seiner Basis ein winziges Knospenrudiment . . . . . Typ M/Va

5b) Kotyledonarstiel unifazial (oder reduziert?), kein solches Rudiment sichtbar . . . . . Typ M/Vb

5c) Keimblatt groß und dick, keinerlei Adventivsproß entwickelt, Pflanzen nach einigen Wochen zugrunde gehend Typ M/Vc

2b) Kotyledonen andersartig verwachsen, Kotyledonarstiel unifazial . 4. Haupttyp: *Unifazial*

3a) Kotyledonen entlang der Mittelrippe mehr oder weniger stark asymmetrisch ventral verwachsen. Ähnlichkeit mit diplophyller Blattform. Normaler Vegetationspunkt infolge der Verwachsung unterdrückt. Adventivsprosse am Hypokotyl stets sekundäre Hauptsprosse bildend . . . . . Typ Ua

3b) Umwandlung des Synkotyls in ein peltates oder ascidienartiges Blatt von verschiedener Form und Größe. Epikotyl in den seltensten Fällen noch entwickelt, aber nicht mehr auswachsend. In den meisten Fällen ein oder mehrere Adventivsprosse am Hypokotyl sekundären Hauptsproß bildend. In wenigen Fällen Kotyledo reduziert zu stielartigem Gebilde, Testa nicht mehr abgeworfen, dann keine Adventivsproßbildung; nicht mehr lebensfähig Typ Ub

II. Morphologie der Keimblätter.

Aus einem Vergleich der für die 4 Haupttypen charakteristischen Keimblattformen läßt sich der Schluß ziehen, daß das Keimblatt des mengenmäßig am häufigsten vertretenen *monokotylen* Haupttyps durch Fusion der beiden Keimblätter und nicht durch Ausfall eines derselben entstanden ist. Um diesen Schluß jedoch näher zu begründen, sollen im folgenden die Keimblätter der ersten 3 Haupttypen unter Aufgliederung des Haupttyps *Monokotyl* in seine Typenkreise einer vergleichenden Betrachtung, insbesondere auch einem Vergleich mit den Keimblättern der Sippe 50 unterzogen werden. Da die meist schlauchblattartigen Keimblätter des Haupttyps *Unifazial* sich für einen Vergleich nicht

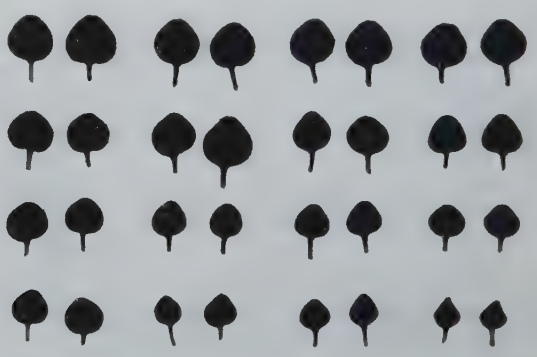

Abb. 13. Keimblattformen, Reihe 1—4: Haupttyp *Pseudonormal*, 16 gleichalte Kotyledonenpaare.

eignen, werden sie hier nicht berücksichtigt, so daß es sich um folgende Gruppen handelt:

1. Ausgangssippe 50
2. Haupttyp *Pseudonormal*
3. „ *Hemisynkotyl*
4. „ *Monokotyl*, Typenkreis M/I
5. „ *Monokotyl*, Typenkreis M/II
6. „ *Monokotyl*, Typenkreis M/III + IV
7. „ *Monokotyl*, Typenkreis M/V.

Bei der Gesamtbetrachtung aller Keimblattformen fällt bei einem Vergleich mit der Ausgangsform ein starkes Variieren hinsichtlich der Größe auf.

Die Keimblätter der Ausgangssippe 50 zeigen eine relativ gleichmäßige Ausbildung bezüglich der Form, die meist als breit-eiförmig oder auch als querbreit mit stumpfer oder eingedrückter Spitze zu bezeichnen ist, und die geringe Schwankungen in der Größe aufweist (Abb. 14—16 jeweils letzte Reihe).

Die Keimblätter des Haupttyps *Pseudonormal* (Abb. 13) variieren stark in der Größe, weichen aber in ihrer Form nicht wesentlich von denen der Ausgangssippe ab.

Die Keimblätter des Haupttyps *Hemisynkotyl* zeigen vom Typ Ha bis Typ Hd eine zunehmende Asymmetrie, indem die Spreitenhälften auf der Seite des geringeren Abstandes von der Blattbasis aus einer Reduktion unterliegen (Abb. 14).

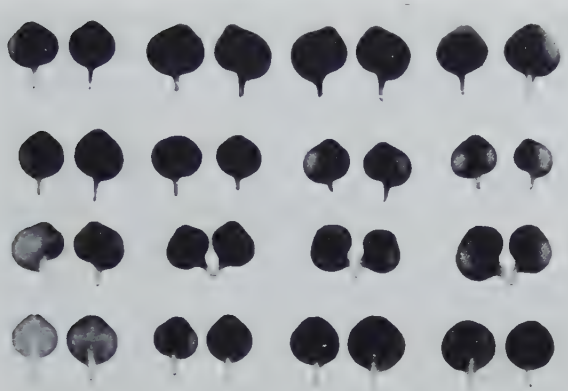

Abb. 14. Keimblattformen, Reihe 1—3: Haupttyp *Hemisynkotyl*, Reihe 4: Sippe 50.

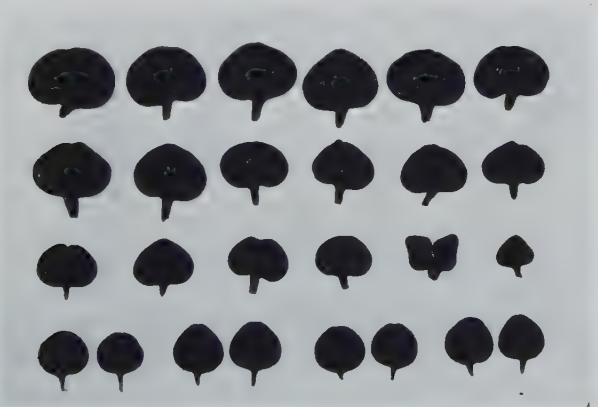

Abb. 15. Keimblattformen, Reihe 1—3: Haupttyp *Monokotyl*, Typenkreis M/II, Typ M/IId; Reihe 4: Sippe 50.

Abb. 16. Keimblattformen, Reihe 1—3: Haupttyp *Monokotyl*, Typenkreis M/V; Reihe 4: Sippe 50.

Bei dem extremen Typ Hd ist eine verschieden starke Verwachsung der Kotyledonarstiele zu beobachten.

Der Haupttyp *Monokotyl* weist die größte Mannigfaltigkeit bezüglich der Keimblattform und -größe auf. In überwiegender Mehrzahl sind Kotyledonen vertreten, die breiter sind als lang, jedoch gibt es auch solche, bei denen die Länge überwiegt (Abb. 15 und 16). Die ersten sind meist von halbmondförmiger oder querbreiter Gestalt mit abgerundeter oder eingedrückter Spitze, den letzten entspricht meist die Form eines gleichseitigen Dreiecks.

Selektion sehr junger Keimpflanzen nach ihrer Kotyledonenform und die Bestimmung des dazugehörigen Wuchstyps weist, wie aus folgender Aufstellung ersichtlich, auf die Beziehung zwischen Keimblattform und Jungpflanzentyp hin.

Typenkreis	Kotyledo sehr breit, eingedrückte Blattspitze	Kotyledo sehr breit, abgerundete Blattspitze	Kotyledo ein gleichseitiges Dreieck, kleine Spreite	Kotyledo ein gleichseitiges Dreieck, große Spreite
M/I + M/II . . .	12	24	—	
M/III + M/IV . .	1	6	9	17
M/V	—	—	7	20

Aus ihr ist eindeutig ersichtlich, daß nur die Form der Spreite maßgebend, ihre Größe jedoch bedeutungslos ist.

Die Tendenz einer Formveränderung innerhalb des Haupttyps *Monokotyl* von Keimblättern mit größerer Breite zu solchen mit größerer Länge in Richtung der stärker zunehmenden Reduktion der jungen Pflanzen kommt durch exakte Messungen noch klarer zum Ausdruck.

Als bester Vergleichsfaktor, der zwar die einzelne Form nur bis zu einem gewissen Grade berücksichtigen kann, aber für die hier aufgeworfene Frage, ob der *monokotyle* Haupttyp auf der Fusion beider Keimblätter oder auf Ausfall des einen Kotyledos beruht, entscheidend ist, wurde der Breiten-Längen-Index gewählt.

Von jeder der auf S. 96 erwähnten 7 Gruppen wurden etwa 70 Kotyledonen gemessen und der Quotient aus Breite : Länge mit 100 multipliziert, um somit ganze Zahlen als Vergleichsgrößen zu erhalten. Die für diesen errechneten, zwischen 70 und 190 liegenden Werte wurden in 12 Klassen eingeteilt. Um einen direkten Vergleich der Messungen zu ermöglichen, wurde die relative Häufigkeit, bezogen auf 100 gemessene Blätter, berechnet und graphisch dargestellt. Auf der Abszisse wurden die Klassengrößen vermerkt, während die Ordinaten die ihnen jeweils entsprechenden Häufigkeiten wiedergeben. Bei der Klasse 100 liegt insofern ein für die vergleichende Betrachtung der Kurven charakteristischer Grenzwert, als alle über diesem Wert liegenden Klassen Individuen enthalten, deren Breite größer ist als die Länge, während die zur Klasse 90—99 und darunter gehörenden Blätter eine größere Länge als Breite aufweisen.

Tabelle 2. *Ergänzung zu den auf Abb. 17 dargestellten 7 Variationskurven mit Angabe der genauen Mittelwerte, der Streuung sowie der mittleren Fehler und der Zahl der insgesamt gemessenen Blätter.*

Wuchstyp	Mittelwert	Streuung	Mittlerer Fehler	*n*
Sippe 50	105,48	5,17	0,56	84
Haupttyp P	98,50	7,30	0,97	56
Haupttyp H	98,50	7,04	0,94	56
Typenkreis M/I	133,40	13,97	1,50	87
Typenkreis M/II	139,70	17,30	1,73	100
Typenkreis M/III + IV	125,25	16,10	1,82	79
Typenkreis M/V	111,70	20,18	2,46	67

Die für Sippe 50 ermittelte Kurve (vgl. Tabelle 2 und Abb. 17, Fig. 4) ist eingipfelig, symmetrisch, hat eine geringe Variationsbreite und einen etwas über dem Grenzwert 100 liegenden Mittelwert. Die Mehrzahl der gemessenen Kotyledonen ist also nur um einen geringen Betrag breiter als ihre Länge beträgt.

Die größte Ähnlichkeit mit dieser Kurve der Normalform weisen die Kurven des Haupttyps *Pseudonormal* (Fig. 1) und des Haupttyps *Hemisynkotyl* (Fig. 5) auf, die sich kaum voneinander unterscheiden.

Ein wesentlich anderes Bild zeigen die vier für die *monokotylen* Typenkreise aufgestellten Kurven. Der Wert für die Streuung erhöht sich beim Typenkreis M/I

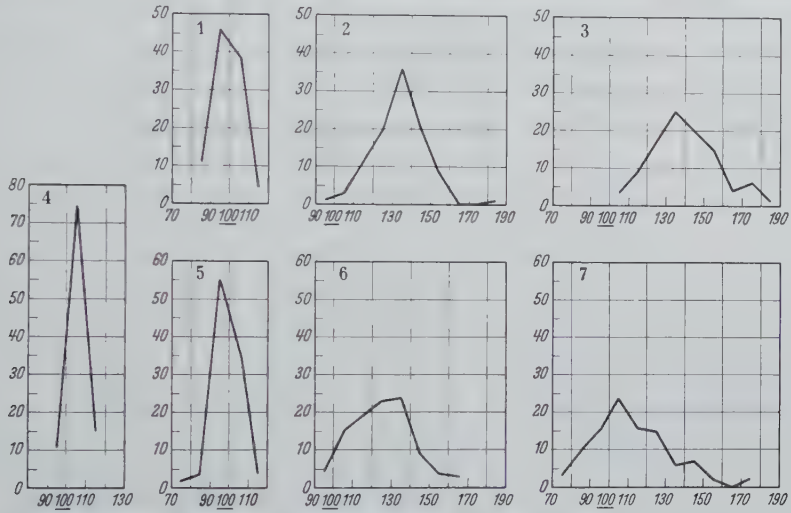

Abb. 17. Variationskurven des Breiten-Längen-Index der Kotyledonen von 3 verschiedenen Haupttypen (einschließlich 4 monokotyler Typenkreise) der Mutante *subconnata I* von *Antirrhinum majus* im Vergleich zur Ausgangssippe 50. Fig. 1: Haupttyp *Pseudonormal*; Fig. 2: Haupttyp *Monokotyl*, Typenkreis M/I; Fig. 3: Haupttyp *Monokotyl*, Typenkreis M/II; Fig. 4: Ausgangssippe 50; Fig. 5: Haupttyp *Hemisynkotyl*; Fig. 6: Haupttyp *Monokotyl*, Typenkreis M/III + M/IV; Fig. 7: Haupttyp *Monokotyl*, Typenkreis M/V.

auf das Doppelte und nimmt bis zum Typenkreis M/V fast regelmäßig zu. Die Lage des Mittelwertes verschiebt sich bei den Typenkreisen M/I und M/II (Fig. 2 und 3) soweit zugunsten einer die Länge des Keimblattes übertreffenden Breite, daß trotz der erhöhten Streuung der Grenzwert 100 fast außerhalb der gesamten Kurve liegt. Bei den Typenkreisen M III + IV (Fig. 6) und M/V (Fig. 7) ist eine Abnahme des Mittelwertes zu bemerken, der beim Typenkreis M/V am kleinsten ist, aber noch nicht den für Sippe 50 geltenden Wert erreicht.

Diese Tatsache ist ein entscheidender Anhaltspunkt für die Annahme, daß die beim Haupttyp *Monokotyl* der Mutante *subconnata I* vorliegende Monokotylie auf dem Wege der Fusion der beiden Kotyledonen entstanden ist. Es kommen beim Haupttyp *Monokotyl* Keimblattformen vor (Typenkreis M/I und M/II), deren abnorme Breite keinen Zweifel an ihrer Entstehung aufkommen läßt, doch gibt es auch solche Formen, die dem Kotyledo von Sippe 50 weitgehend ähneln, ja in einzelnen Fällen noch schmäler sind als dieser. Sie finden sich zu einem geringen Prozentsatz in den Typenkreisen M/III + M/IV, die schmalen Formen besonders im Typenkreis M/V (vgl. Fig. 6 und 7).

Es liegt nahe, die Entstehung dieser verhältnismäßig selten auftretenden Varianten des Typenkreises V auf einen Ausfall des 2. Kotyledos zurückzuführen. Zwei Gründe sprechen dagegen. Erstens weicht die Variationskurve für den Breiten-Längen-Index der Keimblätter des in der Wuchsform der jungen Pflanzen sehr einheitlichen Typenkreises V sowohl in ihrem Mittelwert als auch in ihrer Streuung wesentlich von der für die Kotyledonen von Sippe 50 geltenden Kurve ab. Bei einem Ausfall des 2. Kotyledos müßte jedoch eine weitgehende Übereinstimmung beider Kurven vorliegen. Es scheint vielmehr, daß diese schmalen Keimblattformen als stark reduzierte Glieder der im vorhergehenden Kapitel beschriebenen Reihe, die sich aus einem genetisch einwandfreien Material zusammensetzt, betrachtet werden müssen.

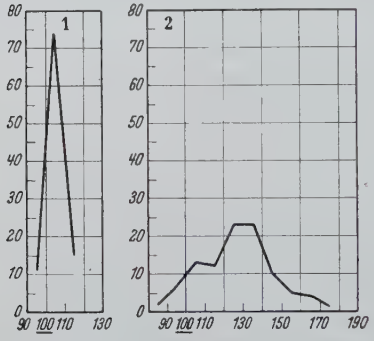

Abb. 18. Variationskurven des Breiten-Längen-Index der Kotyledonen der Mutante *subconnata I* von *Antirrhinum majus* im Vergleich zu denen der Ausgangssippe 50. Fig. 1: Ausgangssippe 50; Fig. 2: Mutante *subconnata I* (unselektioniertes Material).

Zweitens wurde unter den vielen tausend Keimpflanzen nie ein Typ gefunden, bei dem der 2. Kotyledo in Form eines Rudimentes vorhanden war. Gerade im Hinblick auf die für die gesamte Typenreihe so charakteristischen schrittweisen Reduktions- und Ausfallserscheinungen wäre das Auffinden solcher Formen, kämen sie wirklich in Betracht, mit absoluter Sicherheit zu erwarten gewesen.

Die Möglichkeit eines Beweises für die Ableitung der schmalen Keimblattypen von synkotylen Formen ist bei einer vergleichenden Betrachtung des Gefäßbündelverlaufes der Kotyledonarstiele und des Hypokotyls aller Typen des Haupttyps *Monokotyl* mit der Ausgangssippe 50 in Anlehnung an die von SARGANT (1903) durchgeführten Untersuchungen bei *Anemarrhena* und anderen gegeben. Sie konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit jedoch nicht erfolgen.

Abb. 18, Fig. 1 und 2, zeigt eine Gegenüberstellung von Keimblattformen der Sippe 50 und solchen der Nachkommenschaft der Mutante ohne vorherige Selektion der Typen, wiederum unter Zugrundelegung des Breiten-Längen-Index.

III. Morphologie der Embryonen.

Sowohl in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht als auch im Zusammenhang mit dem Einfluß des äußeren Milieus auf die Variabilität der Genmanifestierung interessiert die Frage, wieweit sich die in der morphologischen Analyse ermittelten Haupttypen schon in den Embryonen des ruhenden Samens erkennen lassen. Zu diesem Zweck wurden Querschnitte von Embryonen in Stärke von 10 μ hergestellt.

Eine gewisse Schwierigkeit war insofern zu überwinden, als, wie weiter unten noch ausführlicher mitgeteilt wird, aus dem Samenmaterial einer Kapsel der Mutante *subconnata I* etwa 46% *monokotyle*, etwa 3,5% *pseudonormale* + *hemisynkotyle* und etwa 2,5% *unifaziale* Keimlinge hervorgehen. Der Rest, etwa 48% der äußerlich völlig gesund aussehenden Samen ist nicht keimfähig. Eine Trennung nach der äußeren Gestalt der Samen, um eventuell die Haupttypen rein zu

erhalten, war nicht möglich, jedoch gelang es, durch entsprechende Auswahl des Samenmaterials schon vor der Untersuchung eine grobe Selektion vorzunehmen.

Zur Untersuchung kamen daher:

1. Angekeimte, sofort nach dem Durchbruch der Wurzelspitze fixierte Samen der Ausgangssippe.

2. Nach 14tägiger Behandlung in der Keimschale nicht gekeimte Samen der Ausgangssippe.

3. Angekeimte, sofort nach dem Durchbruch der Wurzelspitze fixierte Samen der Mutante (Ausschaltung aller letalen Individuen).

4. Samen der Mutante, die nach 14tägiger Behandlung in der Keimschale zwar gesund aussahen, aber noch nicht gekeimt hatten (Ausschaltung aller keimfähigen Individuen).

5. Angekeimtes Samenmaterial der Mutante, das einer besonders viel Schlauchblätter enthaltenden Linie entnommen war (erhöhte Wahrscheinlichkeit zur Auffindung des Haupttyps *Unifazial*).

6. Samen der Mutante, die nicht angekeimt, sondern nur einige Stunden in Wasser vorgequollen waren (nicht selektioniertes, alle Haupttypen enthaltendes Material).

1. Angekeimte Samen der Ausgangssippe

zeigen Embryonen, deren Keimwurzel, wenn sie die Testa gerade durchbrochen hat, meist etwas kürzer ist als der Keimblatteil. Querschnitte der Radicula sind kreisrund, während die Schnitte an der Übergangsstelle zwischen Wurzel und Kotyledonen, also im Bereich des Vegetationspunktes, 2 sich gegenüberliegende Einbuchtungen erkennen lassen, die 5—10 μ oberhalb dieser Stelle so tief gehen, daß eine Durchschnürung des ursprünglich einheitlichen Zellkomplexes erfolgt, und 2 sich gegenüberliegende, gleichgroße Kotyledonen zu erkennen sind (Abb. 19).

2. Nicht gekeimte Samen der Sippe 50.

Da die Mutante *subconnata I* einen anomalen Prozentsatz nicht keimfähiger Samen aufweist, war es von Interesse, als Vergleichsobjekt auch die Embryonen der bei der Ausgangssippe zu etwa 10—12% immer vorhandenen, nicht keimfähigen Samen zu prüfen. Entsprechende Querschnitte ergaben bezüglich der Anatomie des Embryos keine Unterschiede zu solchen von keimfähigen Individuen — nur in 1 Fall waren deformierte Zellen zu beobachten —, so daß daraus gefolgert werden muß, daß die Keimunfähigkeit in der Regel nicht durch morphologische Anomalien bedingt ist.

3. Angekeimte Samen der Mutante

lassen Embryonen erwarten, die die Vorstufe zu allen 4 Haupttypen der Keimblattformen darstellen. Unter den 10 zur Untersuchung gelangten Embryonen fanden sich jedoch nur solche, die dem *monokotylen* Haupttyp entsprachen, was eine Folge des niedrigen Prozentsatzes der anderen Haupttypen und der geringen Anzahl der untersuchten Individuen sein dürfte. Die bei den oben beschriebenen Embryonen normaler Pflanzen in der Vegetationspunktregion sichtbare zweiseitige Einschnürung ist nur an einer Seite zu bemerken, während die gegenüberliegende

Seite die erfolgte Verwachsung der beiden Keimblätter zu einem einzigen Organ mit einheitlicher Epidermis und einheitlichem Parenchymgewebe zeigt.

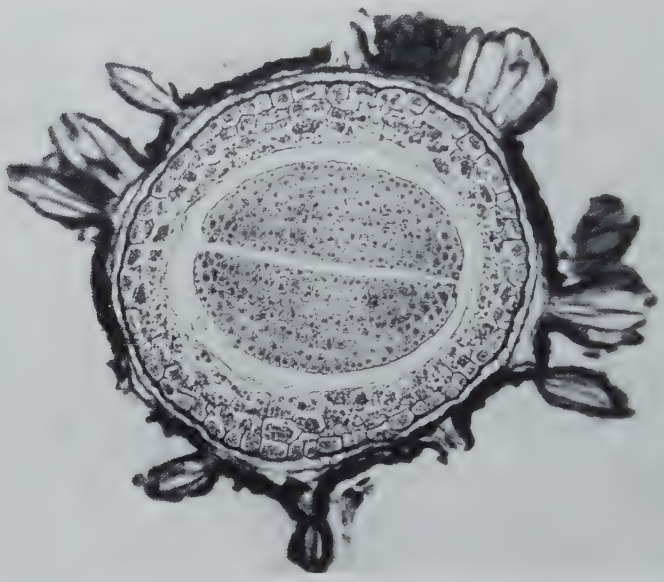

Abb. 19. Querschnitt durch angekeimten Samen der Ausgangssippe 50 von *Antirrhinum majus*. Mittlerer Teil der Kotyledonen. (Schnitt 10 μ, Vergr. 115mal.)

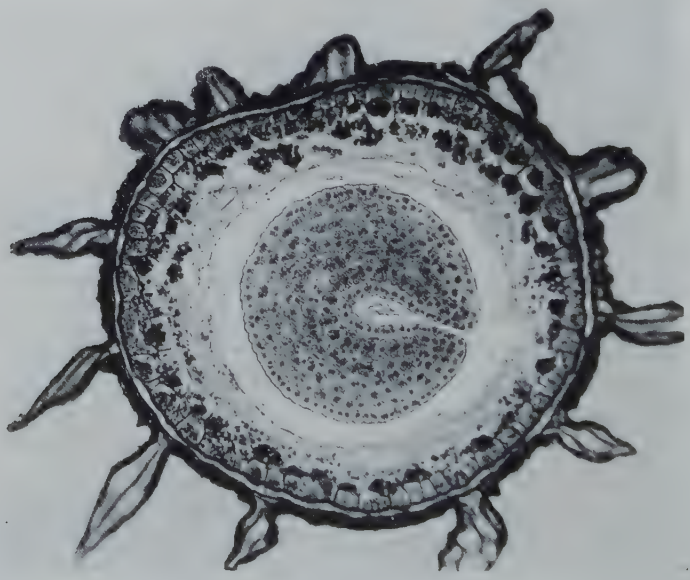

Abb. 20. Querschnitt durch angekeimten Samen der Mutante *subconnata I* von *Antirrhinum majus* im mittleren Teil des nicht reduzierten Synkotyls: Embryonentyp *„monokotyl 1"*. (Schnitt 10 μ, Vergr. 115mal.)

Es ergibt sich jedoch, daß diese dem *monokotylen* Haupttyp angehörenden Querschnittserien Unterschiede aufweisen, und zwar derart, daß die der Ver-

wachsungsstelle gegenüberliegende Einbuchtung verschieden stark sein kann. 3 Ausprägungsgrade der Verwachsung, die als *monokotyl 1—3* bezeichnet werden, sind deutlich zu unterscheiden: 1. die der dikotylen Form am nächsten stehende Ausprägung, bei der die ursprüngliche Größe beider Kotyledonenanlagen erhalten bleibt (Abb. 20); 2. eine Form, bei der sich eine Reduktion der beiden verwachsenen Organe bemerkbar macht und 3. eine Stufe, bei der diese Reduktion am weitesten fortgeschritten ist, so daß die verwachsenen Kotyledonen im Querschnitt nur ein bohnenförmiges, flaches Aussehen haben (Abb. 21).

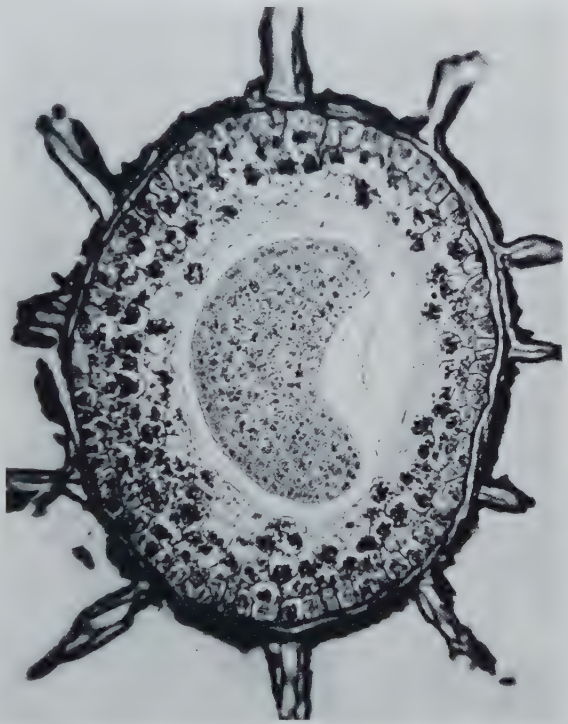

Abb. 21. Querschnitt durch angekeimten Samen der Mutante *subconnata I* von *Antirrhinum majus* im mittleren Teil des stark reduzierten Synkotyls. Embryonentyp: *„monokotyl 3"*. (Schnitt 10 μ, Vergr. 115mal.)

Diese Embryonentypen *„monokotyl 1—3"* sind jedoch keinesfalls klar voneinander abgegrenzt, sondern nur als besondere charakteristische Punkte einer kontinuierlichen Reduktionsreihe entnommen worden. Es ist nicht möglich, am gleichen Objekt experimentell nachzuprüfen, welcher Kotyledonen- bzw. Keimpflanzentyp diesen 3 Embryonenformen zuzuordnen ist, doch dürfte die Annahme berechtigt sein, daß der Embryonenform *„monokotyl 1"* die morphologischen Typen des Haupttyps *Monokotyl, Typenkreis M/I und M/II* entsprechen, der Embryonenform *„monokotyl 2"* die Typen der *Typenkreise M/III* und *M/IV* und der reduziertesten Embryonenform *„monokotyl 3"* die Wuchsformen des *Typenkreises M/V* mit dem unterdrückten Vegetationspunkt.

Die bei Keimpflanzen ermittelten Kotyledonentypen des *monokotylen* Haupttyps sind demnach schon im Embryonenstadium zu erkennen.

4. Samen der Mutante, die nach 14tägiger Behandlung im Keimbett nicht keimten, enthielten einmal Embryonen, die sich von denen der keimfähigen Samen in keiner Weise unterschieden und zum anderen solche, die so stark reduziert waren, daß man Wurzelteil und Keimblatteil vermutlich nur dadurch auseinanderhalten kann, daß erstgenannter einen kreisrunden und letztgenannter einen ovalen Querschnitt aufweist (Abb. 22). Querschnitte von sehr stark reduzierten Embryonen sind an allen Stellen kreisrund. Ein derartig reduzierter, nicht keimfähiger

Embryo ist ungegliedert, gleicht einem eiförmig-ovalen Gebilde und ist wesentlich kürzer (Durchschnitt 265 μ) als ein in Wurzel und Keimblatteil differenzierter, keimfähiger Embryo (Durchschnitt 583 μ).

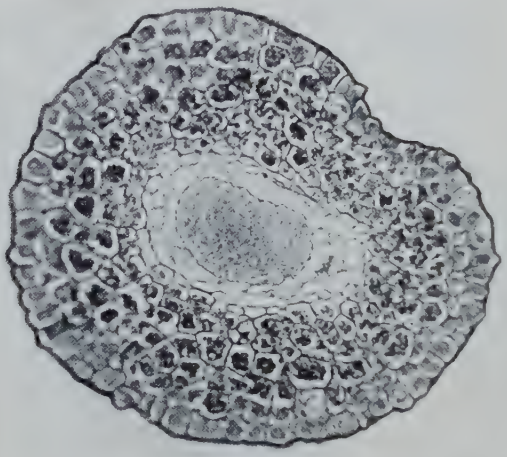

Abb. 22. Querschnitt durch angekeimten Samen der Mutante *subconnata I* von *Antirrhinum majus* im oberen Teil des zu einer Ascidie umgebildeten Synkotyls. (Schnitt 10 μ, Vergr. 115mal.)

Abb. 23. Querschnitt durch einen nicht keimfähigen Samen der Mutante *subconnata I* von *Antirrhinum majus* mit verkümmertem Embryo. Samenschale entfernt. (Schnitt 10 μ, Vergr. 115mal.)

Die bei der Mutante *subconnata I* in erhöhtem Maße auftretende Keimunfähigkeit betrifft einesteils (etwa 50%) wohldifferenzierte Embryonen, zum anderen Teil stark reduzierte, nicht differenzierte Embryonen. Sie weist auf den subletalen Charakter des Gens hin.

5. Angekeimtes Samenmaterial, das einer besonders viel Schlauchblätter enthaltenden Linie entnommen wurde,

bot eine erhöhte Wahrscheinlichkeit, die sonst sehr selten auftretenden Embryonen mit dem zum Schlauchblatt umgewandelten Synkotyl zu finden. Der Keimblatteil des Embryos ist in seiner unteren Hälfte im Querschnitt von der Radicula kaum zu unterscheiden; erst im oberen Teil kommt es zu einer ringförmigen Bildung. Einen Querschnitt aus dieser Zone gibt Abb. 23 wieder.

6. Samen, die nicht vorgekeimt, sondern nur einige Stunden in Wasser vorgequollen waren,

zeigten folgendes: Von 25 untersuchten Samen haben 13 reduzierte Embryonen (keimunfähig), 10 Embryonen des *monokotylen* Haupttyps (keimfähig bzw. keimunfähig), einer hat einen Schlauchblattembryo und einer einen Embryo des Haupttyps *Hemisynkotyl* (Typ Hd). Bei keinem der untersuchten Samen wurde der *pseudonormale* Haupttyp gefunden, was wohl der relativ geringen Häufigkeit seines Vorkommens zuzuschreiben ist. Es dürfte bezüglich der Embryonenform zwischen ihm und der Ausgangssippe kein Unterschied bestehen. Das Verhältnis der einzelnen Haupttypen zueinander entspricht durchaus dem weiter unten erwähnten Resultat groß angelegter Keimversuche.

B. Genetik.

Es gibt Mutationen, die so stark auf einen Entwicklungsvorgang einwirken, daß ihre phänotypische Ausprägung deutlich und konstant ist. Doch sind andererseits bei Tieren und Pflanzen auch Allele bekannt, die in ihrer Wirkung mehr oder weniger stark durch verschiedene andere an der Entwicklung beteiligte Faktoren beeinflußt werden; sie manifestieren sich unvollkommen und variabel. Diese Erscheinung ist von W. C. Castle und J. C. Philipps (1914), Th. Morgan (1915) und H. J. Muller (1918) erkannt und beschrieben und von russischen Genetikern, besonders von N. W. Timoféeff-Ressovsky (1927—1940) intensiv bearbeitet worden. Bei *Drosophila*, bei der sie relativ häufig auftritt, und auch am eingehendsten untersucht wurde, gibt es Allele, die sich auch in homozygoten reinen Kulturen nur in wenigen Prozentsätzen phänotypisch manifestieren. So zeigen z. B. bei *Drosophila funebris* von 83 beobachteten Mutationen nur 21,7% eine vollkommene Penetranz. Die Faktoren, die die Variabilität der Manifestation mit beeinflussen können, sind einmal das „Genotypische Milieu", zu dem alle Modifikationsgene, die sich als Hemmungs- und Intensivierungsgene auswirken können, gerechnet werden. Zum anderen kann das „Äußere Milieu", das den Umwelteinflüssen verschiedenster Art gleichzusetzen ist, die Ausprägung eines Merkmals beeinflussen. Drittens vermag das „Innere Milieu", das Einflüsse der Plasmakonstitution und Variationen des Entwicklungssystems innerhalb eines Individuums umfaßt, in dem sich das Merkmal entwickelt, auf seine Determination einzuwirken.

Timoféeff-Ressovsky (1931, 1934, 1940) unterscheidet 3 verschiedene Phänomene der variablen Genmanifestierung. Es sind dies die *Penetranz*, die *Expressivität* und die *Spezifität*. Die ersten beiden, die zusammen die Intensität der Genmanifestierung bilden, können unabhängig voneinander variieren und werden sowohl durch Modifikationsgene als auch durch äußere Bedingungen

weitgehend beeinflußt. Die *Penetranz* drückt die Manifestationswahrscheinlichkeit aus. Ihr Maß ist die prozentuale Häufigkeit, mit der das mutierte Allel sich in den verschiedenen Individuen auswirkt. Die *Expressivität*, d. h. der Grad der Ausprägung des Merkmals, wird am genauesten ausgedrückt durch den Mittelwert der Merkmalsausprägung bei den manifesten Individuen einer Kultur oder auch durch einfachere Indizes, z. B. den Prozentsatz einer bestimmten Klasse der Merkmalsbildung. Die *Spezifität*, die wohl ausschließlich erbbedingt ist, stellt die spezifische Lokalisation, typische Ausdehnung und morphologische Gestaltung der Genmanifestierung dar.

Bei Pflanzen sind die Erscheinungen der variablen Genmanifestierung weniger beobachtet worden *(Linum, Papaver, Gossypium, Antirrhinum)*. In der hier allein interessierenden Gattung *Antirrhinum* sind auch nur wenig Mutationen bekanntgeworden (STUBBE 1941), die ein mehr oder minder starkes Variieren in der phänotypischen Ausprägung zeigen; z. B. *choripetala, Corrugata, dichotoma, dissecta, femina, Hirzina, obliterata, pannosa, Tardata, transcendens* und *varia*. In den Fällen, in denen eine eingehende Analyse erfolgte, z. B. bei *Corrugata* und *Tardata* (STUBBE 1935, 1938) und *fimbriata* (HARTE 1951) konnte nachgewiesen werden, daß auch bei *Antirrhinum* die variable Manifestierung erbbedingt und zum Teil von Außenbedingungen, zum Teil vom genotypischen Milieu abhängig ist.

Bei der Analyse der sich ebenfalls variabel manifestierenden Mutation *subconnata I* ist das Phänomen der Spezifität in den vorstehenden Kapiteln schon eingehend behandelt worden. Bei der folgenden Darstellung soll versucht werden, auch die Fragen der Penetranz und der Expressivität dieses Merkmals zu klären. Dies ist weitgehend mit Hilfe von Selektionsversuchen zu erreichen, die zugleich Rückschlüsse gestatten, wieweit das genotypische Milieu als beeinflussender Faktor für die variable Manifestierung von *subconnata I* maßgebend ist. Wesentlich schwieriger ist bei höheren Pflanzen infolge der komplizierten Versuchsbedingungen die Frage nach der Beteiligung des äußeren Milieus zu klären. Sie kann daher nur gestreift werden.

I. Ursprung des Merkmals und Vorversuche.

Wie in der Einleitung schon erwähnt, trat die Mutante *subconnata I* in einer großen Versuchsserie zur Auslösung von Mutationen durch Samenbehandlung mit Chemikalien, der die Sippe 50 von *Antirrhinum majus* als Ausgangsmaterial diente, im Jahre 1940 erstmalig auf, und zwar in 2 voneinander völlig unabhängigen Versuchen. Sie wurde in einer F_2-Spaltung gefunden, die monokotyle Keimlinge neben normalen dikotylen zeigte. Zur weiteren Analyse der Mutante wurden von jeder der beiden Herkünfte monokotyle Formen zur weiteren Selbstung aufgezogen. Es zeigte sich, daß in den Nachkommenschaften dieser monokotylen Keimlinge zu einem geringen Prozentsatz Pflanzen mit normalen Kotyledonen enthalten waren, ähnlich, wie sie aus Kulturen stark mutabler Gene bekannt sind. Es entstand zunächst der Eindruck, als seien hier Rückmutationen zum normalen Allel erfolgt.

Im Verlauf der von STUBBE (unveröffentlicht) durchgeführten Untersuchungen konnte in den folgenden Jahren der Nachweis erbracht werden, daß die phänotypisch normalen Individuen keineswegs Rückmutanten darstellen, sondern

sich in ihrer Nachkommenschaft genau so variabel manifestieren, wie die aus monokotylen Keimlingen hervorgegangenen Pflanzen. Es zeigte sich ferner, daß die phänotypische Variabilität noch 2 weitere Klassen, nämlich den Haupttyp Hemisynkotyl und den Haupttyp Unifazial (schlauchblattartige Kotyledonen) umfaßte. Auch für sie war nach Selbstung eine variable Manifestierung des Merkmals charakteristisch, und zwar in einer den monokotylen und pseudonormalen Formen analoger Weise.

Zur Prüfung der mono- bzw. heterogenen Bedingtheit der unabhängig voneinander aufgetretenen Phäne wurden in den Jahren 1945 und 1946 reziproke Kreuzungen zwischen beiden Herkünften durchgeführt. Da schon in der F_1 der gleiche Phänotyp, d. h. in diesem Falle die gleiche variable Manifestierung mit überwiegender Mehrheit der monokotylen Formen auftrat, konnte der Schluß gezogen werden, daß die phänisch gleichen Mutanten auf Allelen desselben Gens beruhen, und damit war auch die Verwendung des Materials beider Herkünfte für die weitere Analyse des Merkmals gestattet.

Die folgende Tabelle soll einen kurzen Überblick über die Auswertung der von Stubbe (unveröffentlicht) bis zum Jahre 1946 durchgeführten Untersuchungen geben. Es handelt sich dabei vornehmlich um die Frage: Zeigt die Nachkommenschaft der 4 Haupttypen *Pseudonormal* (*p*), *Hemisynkotyl* (*h*), *Monokotyl* (*m*) und *Unifazial* (*u*) in der Variabilität ihrer Manifestierung Unterschiede oder verhalten sie sich alle gleich?

Tabelle 3. *Vergleich der Manifestierungsverhältnisse in der Nachkommenschaft der 4 Haupttypen in den Jahren 1945 und 1946. Angabe des Manifestierungsverhältnisses in Prozent der insgesamt gekeimten Individuen.*

Phänotyp der Elternpflanze	Jahr	Untersuchte		p	h	m	u
		Kapseln	Keimlinge	%	%	%	%
Pseudonormal	1945	16	956	2,20	2,93	93,62	1,26
Pseudonormal	1946	54	1642	3,53		94,64	1,83
Hemisynkotyl	1945	19	1129	1,15	2,92	93,89	2,04
Hemisynkotyl	1946	54	1896	7,60		88,71	3,69
Monokotyl	1945	40	2317	1,25	3,58	94,09	1,08
Monokotyl	1946	57	1914	3,71		94,10	2,19
Unifazial	1945	16	420	1,66	2,86	94,29	1,19
Unifazial	1946	50	1525	3,22		94,95	1,83

Zur Prüfung kamen die 4 Haupttypen beider Herkünfte. Nur der Typ der letzten Generation ist für die Eingruppierung maßgebend, während die vorhergehenden Generationen durch alle anderen Haupttypen vertreten sein können.

Ein Vergleich der einzelnen Gruppen zeigt, daß im Jahre 1945 das Verhältnis zwischen manifesten p-, h-, m- und u-Typen erstens relativ konstant ist und im Durchschnitt den Prozentzahlen 2 : 3 : 94 : 1 entspricht und zweitens vollkommen unabhängig davon ist, welchem Haupttyp die jeweilige Elternpflanze angehört. Die Ergebnisse des Jahres 1946 weisen ungefähr dieselben Werte auf, doch mußten infolge eines technischen Versehens die Haupttypen *Pseudonormal* und *Hemisynkotyl* zusammen ausgezählt werden.

Tabelle 4. *Abnorme Manifestierung der Nachkommenschaft einzelner Pflanzen in dem 1945 und 1946 geprüften Material.*

Phänotyp der Elternpflanze	Jahr	Untersuchte		p	h	m	u
		Kapseln	Keimlinge	%	%	%	%
Pseudonormal	1945	3	413	2,42	5,08	82,57	9,33
Pseudonormal	1945	1	21	80,95	—	19,05	—
Pseudonormal	1946	3	310	22,90		75,81	1,29
Hemisynkotyl	1945	1	87	1,15	1,15	80,46	17,24
Monokotyl	1946	6	329	24,92		71,43	3,65

In beiden Jahren kommen bei einigen Pflanzen andere, von diesem Durchschnittswert abweichende Verhältnisse vor (s. Tabelle 4), und zwar ist bei der Mehrzahl derselben der Anteil der das Übergewicht darstellenden monokotylen Typen zugunsten der anderen Haupttypen etwas vermindert, im extremen Falle bis auf 71%. Bei einer Pflanze ist jedoch das Verhältnis der Haupttypen so verschoben, daß die Klasse der *pseudonormalen* Typen mit 81% an erster Stelle steht, während *hemisynkotyle* und *unifaziale* Typen überhaupt nicht vorkommen. Diese abnormen Manifestierungsverhältnisse treten im Verlauf der eigenen Untersuchungen immer wieder gelegentlich auf, sie sollen später eingehend behandelt werden.

II. Keim- und Selektionsversuche.

a) Technische Durchführung und Auswahl des Materials.

Aus den oben angeführten Resultaten konnte der Schluß gezogen werden, daß hier ein sich variabel manifestierendes Gen vorliegt, zu dessen genauer Analyse jedoch noch einige Punkte der Klärung bedurften. Einmal war die Frage nach der Keimfähigkeit der Mutante im Vergleich zur Ausgangsform wichtig, da es sich, wie aus Beobachtungen der Vorversuche angenommen werden mußte, und weiter oben schon erwähnt wurde, um ein subletales Gen zu handeln schien. Sie konnte im Zusammenhang mit der im Vordergrund des Interesses stehenden Frage behandelt werden, ob sich die 4 Kotyledonentypen nach strenger Selektion nicht doch in ihrer Nachkommenschaft genetisch unterscheiden. In solch einem Fall müßte ein Gemisch von Genotypen vorliegen, die jeweils die Realisation der verschiedenen Ausprägungsgrade bewirken.

Wie schon bei der morphologischen Analyse der Mutante dargelegt wurde, ist zwar das Wirkungsfeld des Gens *subconnata I*, worunter nach TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1934) die Gesamtausdehnung des Organgebietes, in dem das Merkmal sich manifestieren kann, zu verstehen ist, relativ groß, doch zeigen sich die wesentlichen und primären Änderungen schon im allerfrühesten Entwicklungsstadium der Pflanze, bei der Differenzierung der Kotyledonen, so daß hier schon eine Klassifizierung eindeutig möglich ist.

Ein Teil der Auszählungen erfolgte in Saatschalen im Gewächshaus unter den für *Antirrhinum*-Kulturen erfahrungsgemäß besten Bedingungen. Da sich jedoch einerseits bei dieser Methode die für eine exakte Ermittlung der Keimprozente erforderliche Konstanz der Außenfaktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit, gleichmäßige Beschaffenheit des Keimbettes und Belichtung sehr schlecht realisieren ließ, andererseits aber auch die rein technische Durchführung derselben sehr viel mehr Zeit und Arbeitsaufwand, besonders bei der Bewältigung großer Versuchsserien in Anspruch nahm, wurde der andere Teil des Materials in Petrischalen

geprüft. Ein Nachteil mußte allerdings dabei in Kauf genommen werden: der Haupttyp Pseudonormal, dessen Prozentsatz zur Ermittlung der Penetranz und der Expressivität des Merkmals erforderlich ist, mußte mit den hemisynkotylen Individuen zusammen erfaßt werden, da eine genaue Identifizierung dieser beiden Typen bei den für einen Keimling ungünstigen Wachstumsverhältnissen in den Petrischalen nicht möglich war. Durch die parallel laufenden Kulturen in Saatschalen ließ sich dieser Nachteil jedoch ausgleichen. Vom technischen Gesichtspunkt sei dazu bemerkt, daß jeweils die Samen einer Kapsel, sofern sie die Zahl 90 nicht überschritten, in einer Petrischale angesetzt wurden, die mit von Leitungswasser getränktem Fließpapier ausgelegt war. Eine möglichst vertikale Lage der Schale gewährleistete infolge der Saugwirkung des Fließpapiers eine gleichmäßige Durchfeuchtung des Keimbettes. Als optimale Temperatur wurde die bei den Samenkontrollstationen für *Antirrhinum* vorgeschriebene Temperatur von 20° C gewählt. Somit war, abgesehen von der für *Antirrhinum* als Licht- und Dunkelkeimer weniger wichtigen Belichtung für eine Konstanz der Außenfaktoren gesorgt. Da außerordentlich geringe Keimprozente beobachtet wurden, mußte sich die Prüfung auf ein möglichst großes Samenmaterial erstrecken. Es wurden daher je Generation keine Einzelpflanzen verwendet, sondern jeweils eine Gruppe von Geschwisterpflanzen des gleichen Haupttyps oder auch Gruppen, die sich aus Nachkommen von Geschwisterpflanzen zusammensetzten.

Tabelle 5. *Unterschiede der Keimprozente von 5 Kapseln einer Pflanze.*

Pflanze	Niedrigster Wert von 5 geprüften Kapseln %	Höchster Wert von 5 geprüften Kapseln %	Durchschnittswert je Pflanze
1	4,29	44,62	19,22
2	0,90	26,83	9,60
3	3,08	54,88	25,74

Die Pflanzen 1—3 sind Geschwisterpflanzen in der 4. Generation einer reinen *monokotylen* Generationenfolge.

b) Die Variabilität der Keimprozente.

Um ein genügend großes Samenmaterial prüfen zu können, kamen jeweils mehrere Kapseln einer Pflanze zur Aussaat. Die Keimprozente wurden für jede Kapsel gesondert berechnet. Ein Vergleich ließ ein starkes Variieren der Werte von Kapseln ein und derselben Pflanze erkennen. Die Differenz zwischen den beiden extremsten Werten kann, wie vorstehendes Beispiel (Tabelle 5) an 3 verschiedenen Pflanzen zeigt, beträchtlich sein.

Bei der Betrachtung einer Gruppe von Geschwisterpflanzen des gleichen Phänotyps sind die Extreme der dazugehörigen Kapselwerte noch größer. Sie treten durch die Berechnung der Mittelwerte für jede Pflanze nicht mehr so stark in Erscheinung, doch bleiben sie bemerkenswert und sollen an dieser Stelle erwähnt werden, zumal sie bei den im folgenden angeführten Gesamtresultaten (Tabellen 6—11), die nur den Mittelwert der geprüften Gruppe von Geschwister pflanzen des gleichen Phänotyps darstellen, gar nicht mehr zum Ausdruck

Tabelle 6. *Variieren der Keimprozente bei je 2 Gruppen von Geschwisterpflanzen des gleichen Phänotyps der pseudonormalen, der hemisynkotylen und der monokotylen Generationenfolge.*

Geprüfte Pflanzen			Kapselwert		Pflanzenwert		Durchschnittswert für alle Pflanzen
Phänotyp	Zahl	Kapselzahl	niedrigster %	höchster %	niedrigster %	höchster %	%
p	6	21	7,41	84,38	39,36	78,84	57,20
p	8	30	1,52	83,33	11,00	76,92	41,13
h	5	21	14,29	76,92	22,23	63,15	44,22
h	12	68	4,08	81,48	7,50	52,44	35,34
m	11	28	12,00	69,57	18,18	59,35	35,59
m	10	31	3,75	84,62	12,50	74,81	26,35

kommen. Tabelle 6 veranschaulicht diese Verhältnisse für je 2 Gruppen von Geschwisterpflanzen des gleichen Phänotyps der *pseudonormalen*, der *hemisynkotylen* und der *monokotylen* Generationenfolge.

Dieses Verhalten zeigt sich in gleicher Weise bei Gewächshausaussaaten wie bei 20°-Versuchen, ferner bei Pflanzen mit „normaler" wie auch „abweichender" Manifestierung (vgl. S. 117) und kommt bei allen im folgenden untersuchten Selektionslinien vor. Tabelle 7 gibt die für 1 *pseudonormale*, 1 *hemisynkotyle* und 2 *monokotyle* Selektionslinien ermittelten Durchschnittswerte für die Keimprozente wieder, wobei sich für die aus dem Ernährungsversuch stammende *monokotyle* Selektionslinie auffallend niedrige Werte ergeben. Diese Beobachtung legt die Vermutung nahe, daß beide Herkünfte im Verhältnis multipler Allele zueinander stehen.

Tabelle 7. *Vergleich der bei 20° C ermittelten Keimprozente von 4 verschiedenen Selektionslinien.*
(Normale Manifestierung.)

Selektionslinie	Geprüfte Samen	Gekeimt %
Pseudonormal (Ketenversuch) . .	1853	57,53
Hemisynkotyl (Ketenversuch) . .	992	47,58
Monokotyl (Ketenversuch)	1074	47,30
Monokotyl (Ernährungsversuch) .	4351	29,26

Die für die Mutante *subconnata I*, Abstammung Ketenversuch, ermittelte Keimfähigkeit (Durchschnittswert aller 3 Selektionslinien) beträgt 52,21%, der Wert für die Abstammung Ernährungsversuch scheint wesentlich niedriger zu sein.

c) Vergleich der Selektionslinien und abschließende Charakterisierung der Mutante subconnata I.

Die Selektionsversuche bei der Mutante *subconnata I* dienten zur Beantwortung der Frage, ob sich bei den Generationsfolgen der 4 verschiedenen Haupttypen eine Veränderung des „Aufspaltungsverhältnisses" in die 4 Haupttypen bemerkbar macht, bzw. der Ermittlung der beiden, die Manifestierungsintensität charakterisierenden Größen, der Penetranz und der Expressivität.

Für einen Vergleich der Selektionslinien wurden die im Gewächshaus vorgenommenen Auszählungen benutzt, da sich mit ihrer Hilfe das Manifestierungsverhältnis aller Haupttypen bestimmen läßt. Die „Spaltungszahlen" werden für alle 4 Haupttypen in Prozent der insgesamt geprüften Keimlinge angegeben. Bei allen Selektionslinien kommen Pflanzen vor, deren Kapseln bezüglich des Manifestierungsverhältnisses relativ stark voneinander abweichen, also ein Verhalten zeigen, wie es für das Variieren der Keimprozente schon beschrieben wurde. Bei der folgenden Betrachtung kann diese Erscheinung jedoch nicht berücksichtigt werden. Den Manifestierungsunterschieden, die sich beim Vergleich von Durchschnittswerten einzelner Pflanzen zeigten, mußte jedoch Beachtung geschenkt werden.

Ein Vergleich von Verhältnissen, die sich aus mehr als 2 Komponenten zusammensetzen, kann hinsichtlich ihrer statistisch gesicherten Einheitlichkeit bzw. Verschiedenheit am besten mit Hilfe der χ^2-Methode vorgenommen werden. Im vorliegenden Fall wurde von diesem Verfahren Abstand genommen, da einerseits ein maßgebendes „erwartetes Spaltungsverhältnis" fehlte, auf welches alle

gefundenen Werte hätten bezogen werden müssen. Zum anderen war der Anteil der monokotylen Keimlinge in der Nachkommenschaft der meisten Pflanzen so groß, daß er allein, unabhängig von der Größe der übrigen Verhältniszahlen, als Maßstab für „normale" und „abweichende" Manifestierung gewählt wurde. Da der Anteil der monokotylen Keimlinge in der Nachkommenschaft der meisten Pflanzen mit etwa 90% vertreten war, ferner aber auch Pflanzen mit 100% *monokotylen* Keimlingen vorkamen, wurden alle Individuen, die in ihrer Nachkommenschaft 80% und weniger *monokotyle* Keimlinge aufwiesen, bei allen Selektionslinien als „abweichende Formen" betrachtet.

Im folgenden werden 1 *pseudonormale*, 1 *hemisynkotyle*, 2 *monokotyle* und 1 *unifaziale* Selektionslinie miteinander verglichen, von denen eine *monokotyle* und die *unifaziale* Linie auf die im Ernährungsversuch aufgetretene Mutante zurückzuführen sind. Die anderen 3 Selektionslinien stammen von der im Ketenversuch gefundenen Mutante ab. Als Grundlage für einen Vergleich dient die normale, d. h. die am häufigsten vertretene Manifestierung, deren ausführliche Darstellung in den Tabellen erfolgt; die in jeder Selektionslinie vorhandene abweichende Manifestierung wird später ausführlich behandelt. Für die Gesamtdarstellung jeder Selektionslinie wurde in den ersten Generationen ein Teil des von Stubbe untersuchten Materials verwendet.

Bei der Generationenfolge des *pseudonormalen* Haupttyps (Abstammung Ketenversuch) wurden insgesamt 7 Generationen selektioniert, aber aus technischen Gründen die Zahlen für die 1. Generation nicht dargestellt. Es wurden insgesamt 22 Pflanzen mit 130 Kapseln geprüft. Tabelle 8 gibt die für jede Generation errechnete durchschnittliche Manifestierung an. Diese schwankt, bezogen auf den Anteil des *monokotylen* Haupttyps zwischen 88 und 94%. Von 22 geprüften Pflanzen zeigen 3 in ihrer Nachkommenschaft eine abweichende Manifestierung.

Tabelle 8. *Selektion des pseudonormalen Haupttyps (Ketenversuch) im Verlauf von 7 Generationen mit Angabe des Manifestierungsverhältnisses der 4 Haupttypen in Prozent der insgesamt gekeimten Individuen.*

Generationenfolge	Geprüfte			p	h	m	u
	Pflanzen	Kapseln	Keimlinge	%	%	%	%
			Normale Manifestierung.				
m p p	3	13	911	1,65	2,96	94,29	1.10
m p p p	3	4	198	1,01	5,06	93,43	0,50
m p p p p	1	14	508	0,79	4,13	91,34	3,74
m p p p p p	6	44	807	2,97	2,73	88,23	6,07
m p p p p p p	4	28	567	1,94	4,58	86,07	7,41
m p p p p p p p	2	6	125	2,40	2.40	93,60	1,60
Insgesamt	19	109	3116	1,89	3,50	**90,66**	3,95
			Abweichende Manifestierung.				
m p p p p p	2 Pflanzen						
m p p p p p p	1 Pflanze						

Das nach dem *hemisynkotylen* Haupttyp (Abstammung Ketenversuch) in 4 Generationen selektionierte Material wurde, wie Tabelle 9 zeigt, unter Auslassung der 2. Generation mit 24 Pflanzen und 57 Kapseln geprüft. Der Anteil des *monokotylen* Haupttyps schwankt in den 3 untersuchten Generationen

zwischen 89 und 93%. Die Nachkommenschaft einer Pflanze zeigt abweichende Manifestierung.

Tabelle 9. *Selektion des hemisynkotylen Haupttyps (Ketenversuch) im Verlauf von 4 Generationen mit Angabe des Manifestierungsverhältnisses der 4 Haupttypen in Prozent der insgesamt gekeimten Individuen.*

Generationenfolge	Geprüfte			p	h	m	u
	Pflanzen	Kapseln	Keimlinge	%	%	%	%
			Normale Manifestierung.				
m p p h	12	12	406	1,48	5,42	92,86	0,24
m p p h h h	5	21	454	3,31	3,08	92,51	1,10
m p p h h h h	6	17	218	4,59	5,05	89,45	0,91
Insgesamt	23	54	1078	2,88	4,36	**92,02**	0,74
			Abweichende Manifestierung.				
m p p h h h	1 Pflanze						

Bei der durch 5 Generationen hindurch erfolgten Selektion des *monokotylen* Haupttyps (Abstammung Ketenversuch) kamen unter Auslassung der 2. Generation insgesamt 24 Pflanzen mit 90 Kapseln zur Prüfung. Die Manifestierung der 4 Generationen schwankt, wie Tabelle 10 zeigt, zwischen 80 und 93%. Von 24 untersuchten Pflanzen zeigen 15 in ihrer Nachkommenschaft ein abweichendes „Spaltungsverhältnis".

Tabelle 10. *Selektion des monokotylen Haupttyps (Ketenversuch) im Verlauf von 5 Generationen mit Angabe des Manifestierungsverhältnisses der 4 Haupttypen in Prozent der insgesamt geprüften Individuen.*

Generationenfolge	Geprüfte			p	h	m	u
	Pflanzen	Kapseln	Keimlinge	%	%	%	%
			Normale Manifestierung.				
m p m	5	21	1085	1,66	4,16	92,80	1,38
m p m m m	2	2	29	10,35	3,45	86,20	—
m p m m m m	1	2	30	—	—	90,00	10,00
m p m m m m m	1	5	66	3,03	—	80,30	16,67
Insgesamt	9	30	1208	1,90	3,81	**91,89**	2,40
			Abweichende Manifestierung.				
m p m m m m	11 Pflanzen						
m p m m m m m	4 Pflanzen						

Für die Selektion des *monokotylen* Haupttyps lassen sich auch Generationenfolgen, die aus der Herkunft des Ernährungsversuches stammen, anführen. So wurde der *monokotyle* Haupttyp dieser Herkunft 6 Generationen hindurch selektioniert. Aus technischen Gründen kommen jedoch nur die in 5 Generationen mit insgesamt 286 Kapseln geprüften 53 Pflanzen zur Darstellung. Tabelle 11 gibt die hierbei auftretenden Manifestierungsverhältnisse wieder, die, wiederum bezogen auf den Anteil *monokotyler* Keimlinge in den 5 Generationen zwischen 92 und 94% schwanken. Die Nachkommenschaft einer Pflanze zeigte ein abweichendes Manifestierungsverhältnis.

Tabelle 11. *Selektion des monokotylen Haupttyps (Ernährungsversuch) im Verlauf von 6 Generationen mit Angabe des Manifestierungsverhältnisses in Prozent der insgesamt gekeimten Individuen.*

Generationenfolge	Geprüfte			p	h	m	u
	Pflanzen	Kapseln	Keimlinge	%	%	%	%
			Normale Manifestierung.				
m m	5	28	1559	2,18	3,85	92,24	1,73
m m m	5	43	492	2,03	1,43	93,49	3,05
m m m m	16	84	328	2,44	1,22	94,21	2,13
m m m m m	14	66	739	2,70	1,35	93,51	2,44
m m m m m m	12	37	482	3,73	0,21	93,36	2,70
Insgesamt	52	283	3600	2,50	2,78	**93,00**	2,22
			Abweichende Manifestierung.				
m m m m	1 Pflanze						

Infolge der großen Empfindlichkeit der *unifazialen* Keimlinge und der seinerzeit vorhandenen ungünstigen Gewächshausbedingungen, bei denen die Pflanzen dieses Haupttyps nicht zur Blüte gebracht werden konnten, ist das für eine Selektion zusammengestellte Material für einen Vergleich mit den ersten 3 Selektionslinien nicht geeignet. Trotz der geringen Zahl der geprüften Keimlinge kann jedoch (s. Tabelle 12) die Vermutung ausgesprochen werden, daß die Manifestierung dieses extremsten morphologischen Haupttyps zum mindesten nicht wesentlich von den Selektionslinien der übrigen Haupttypen abweicht.

Tabelle 12. *Selektion unifazialer Haupttypen (Ernährungsversuch) während 3 Generationen mit Angabe des Manifestierungsverhältnisses der 4 Haupttypen in Prozent der insgesamt gekeimten Individuen.*

Generationenfolge	Geprüfte			p	h	m	u
	Pflanzen	Kapseln	Keimlinge	%	%	%	%
			Normale Manifestierung.				
m m u	2	2	26	3,85	—	92,30	3,85
m m u u	1	8	104	—	—	86,54	13,46
m m u u u	2	4	13	—	—	92,31	7,69
Insgesamt	5	14	143	0,70	—	88,11	11,19

Bei einer vergleichenden Betrachtung aller Selektionslinien mit Ausnahme derjenigen des *unifazialen* Haupttyps (s. Tabelle 13) ist festzustellen, daß die Manifestierungsverhältnisse nur geringe Unterschiede aufweisen.

Der größte Anteil liegt bei allen 3 Selektionslinien jeweils beim *monokotylen* Haupttyp, der bei der *hemisynkotylen* Linie mit 92,02% am stärksten, bei der *pseudonormalen* Linie mit 90,62% am schwächsten vertreten ist. Der Anteil der übrigen 3 Haupttypen ist ebenfalls Schwankungen unterworfen. Dennoch ist zwischen diesen 3, der gleichen Herkunft entstammenden Selektionslinien kein gesicherter Unterschied zwischen dem Anteil des *monokotylen* Haupttyps festzustellen. $\frac{D}{m\,D}$ beträgt zwischen der *pseudonormalen* und der *hemisynkotylen* Selektionslinie 1,43; zwischen der *pseudonormalen* und der *monokotylen* Selektionslinie 1,35 und zwischen der *hemisynkotylen* und *monokotylen* Selektionslinie 0,11.

Tabelle 13. *Vergleich der normalen Manifestierungsverhältnisse der 3 Selektionslinien Pseudonormal, Hemisynkotyl und Monokotyl (Herkunft Ketenversuch) und 1 monokotylen Selektionslinie (Herkunft Ernährungsversuch) mit besonderer Berücksichtigung des Anteils monokotyler Typen.*

Selektionslinie	Geprüfte Keimlinge	p %	h %	m %	u %
Pseudonormal	3116	1,95	3,49	90,62 ± 0,521	3,94
Hemisynkotyl	1078	2,88	4,36	92,02 ± 0,826	0,74
Monokotyl	1208	1,90	3,81	91,89 ± 0,784	2,40
Insgesamt (Ketenversuch) . .	5402	2,09	3,74	**91,21** ± 0,386	2,96
Monokotyl (Ernährungsversuch) . . .	3600	2,50	2,78	**93,00** ± 0,426	2,22

Es kann daraus geschlossen werden, daß bei der Mutante subconnata I, Herkunft Ketenversuch, eine Selektion nach bestimmten Phänotypen erfolglos ist, und keinerlei Abhängigkeit zwischen dem Manifestierungsverhältnis und der Art der Generationenfolge besteht.

Es ist daher möglich, das Ergebnis der von STUBBE durchgeführten Untersuchungen zu bestätigen. Berechnet man das Manifestierungsverhältnis der von STUBBE aus dem Ketenversuch geprüften, sich normal manifestierenden Individuen, deren Generationenfolgen *nicht* nach einem bestimmten Haupttyp selektioniert wurden, so ergibt sich bei n = 5836 für den Anteil des *monokotylen* Haupttyps ein Prozentsatz von 91,90%. Dieser stimmt mit dem von mir gefundenen Wert von 91,21% für n = 5402 mit $\frac{D}{m D} = 1{,}3$ vollkommen überein.

Zieht man das Ergebnis der *monokotylen* Selektionslinie, die aus dem Ernährungsversuch abzuleiten ist (s. Tabelle 13), ebenfalls zum Vergleich heran, so besteht zwischen ihr und der *pseudonormalen* Selektionslinie der Herkunft „Ketenversuch" ein statistisch gesicherter Unterschied von $\frac{D}{m D} = 3{,}53$; d. h. hier weicht das Manifestierungsverhältnis des *pseudonormalen* und *monokotylen* Haupttyps voneinander ab. Es ist daher anzunehmen, daß die beiden Herkünfte der Mutante *subconnata I* nicht ganz identisch sind, zumal der von STUBBE gefundene Wert für die Herkunft „Ernährungsversuch" gleichfalls etwas höher, nämlich bei 93,57% liegt. Der an sich geringe Unterschied zwischen beiden Herkünften kann auf die Anwesenheit eines anderen Allels oder eines Modifikationsgens zurückgeführt werden, und es ist möglich, daß zwischen ihm und der Differenz der Keimprozente (vgl. S. 110) ein Zusammenhang besteht.

Unter Verzicht auf das Ergebnis einer *unifazialen* Selektionslinie wird die Penetranz und die Expressivität aus der Zusammenfassung der Manifestierungsverhältnisse aller 3 aus dem Ketenversuch abgeleiteten Selektionslinien berechnet. Der Wert für die Penetranz beträgt bei einem Gesamtmanifestierungsverhältnis von:

2,09% p : 3,74% h : 91,21% m : 2,96% u,

somit 97,91%.

Im Gegensatz zu der relativ einfachen Bestimmung der Penetranz ist die Ermittlung der Expressivität recht problematisch. Die obenerwähnte, von TIMOFÉEFF-RESSOVSKY (1934) gegebene und in alle Lehrbücher übernommene

Erklärung dieses Begriffes lautet: „Ausprägungsgrad" oder „Manifestationsstärke" des Merkmals. Timoféeff-Ressovsky gibt an, daß er am genauesten ausgedrückt wird durch den „Mittelwert" der Merkmalsausprägung bei den manifesten Individuen einer Kultur, erweitert jedoch diese Festsetzung, indem er gleich anschließend sagt: „Man kann aber auch einfachere Expressivitätsindizes benutzen", ohne jedoch genauere Richtlinien für die Wahl dieser „einfacheren Indizes" anzugeben.

Seine grundlegenden Untersuchungen, in denen er die Vorstellungen über die verschiedenen Phänomene der variablen Genmanifestierung entwickelt hat, entbehren jeder Angabe oder eines Beispiels für die Bestimmung des „Mittelwertes der Merkmalsausprägung". Er drückt bei der eingehenden Analyse der rezessiven Mutation *venae transversae incompletae (vti)* von *Drosophila funebris*, welche eine Unterbrechung oder das vollkommene Fehlen der Queradern an den Flügeln hervorruft, die Expressivität durch den Prozentsatz der Flügel mit dem stärksten Ausprägungsgrad des Merkmals, nämlich dem vollkommenen Fehlen der 2. Querader aus. In einer Untersuchung von H. A. Timoféeff-Ressovsky (1931): „Über phänotypische Manifestierung der polytopen Genovariation *Polyphän* von *Drosophila funebris*" wird die Expressivität gleichfalls als Prozentzahl der Individuen mit dem stärksten überhaupt beobachteten Manifestationsgrad unter denjenigen, die das betreffende Merkmal aufweisen, ausgedrückt.

Hier wird also in beiden Fällen eine seiner eigenen Definition nicht entsprechende Größe benutzt. Aus diesen Erwägungen heraus ist anzunehmen, daß es dem Autor überlassen bleibt, nach subjektivem Ermessen jeweils den für den betreffenden Fall passenden Expressivitätsindex zu wählen.

Bei der Erörterung dieses Problems erhebt sich die Frage, ob es überhaupt zweckmäßig ist, die Intensität der Merkmalsmanifestierung in 2 Begriffe, den der Penetranz und den der Expressivität zu gliedern, da die normalen Individuen als Grenzfall der Expressivität aufgefaßt werden können. Meines Erachtens ist dies unerläßlich, denn die Intensität kann niemals nur durch die Penetranz vollständig erfaßt werden, denn es kann z. B. bei gleichbleibender Penetranz der Grad der morphologischen Ausprägung ganz extrem variieren.

Würde man bei *subconnata I* analog zu den Untersuchungen bei *Polyphän* und *venae transversae incompletae* den stärksten Ausprägungsgrad des Merkmals als Ausdruck für die Expressivität wählen, so müßte man den prozentualen Anteil des *unifazialen* Haupttyps dafür bestimmen. Diese Wahl scheint für den Fall *subconnata I* jedoch nicht geeignet, da der Anteil dieses Haupttyps das Wesen der Expressivität nicht klar genug erfaßt. Im Manifestierungsverhältnis einiger Pflanzen fällt dieser Haupttyp nämlich völlig aus, so daß das Merkmal sich nur im *hemisynkotylen* und *monokotylen* Haupttyp manifestiert.

Die Expressivität des Merkmals wird im vorliegenden Fall am besten durch den Anteil des *monokotylen* Haupttyps erfaßt, der unter den von der Norm abweichenden Haupttypen: *Hemisynkotyl, Monokotyl, Unifazial*, den entscheidenden Mitteltyp darstellt. Er bildet außerdem nicht nur die am häufigsten vertretene, sondern auch *immer* vorhandene Manifestierungsgruppe.

Die rechnerische Ermittlung der Expressivität kann auf Grund obiger Ausführungen aus den für die Gewächshausversuche vorliegenden Einzelwerten der

insgesamt untersuchten 5289 manifesten Individuen vorgenommen werden. Diese zeigen folgende Verteilung:

$$h = 202 \qquad m = 4927 \qquad u = 160.$$

Die Expressivität beträgt demnach für die Mutante *subconnata I* (Abstammung Ketenversuch) 93,16%. Dieser Wert gewinnt erst dann an Bedeutung, wenn er als Vergleichsfaktor, z. B. bei einer Beurteilung der Expressivität der Mutante, in einem anderen genotypischen Milieu verwendet werden kann.

Die sich variabel manifestierende, rezessive und subletale Mutation *subconnata I* (Abstammung Ketenversuch) hat also eine Penetranz von 97,91% und eine Expressivität von 93,16%. Die Keimfähigkeit der Mutante beträgt etwa 52%, sie ist gegenüber der Ausgangssippe 50 um rund 39% herabgesetzt. Diese Werte unterliegen Schwankungen, die vermutlich umweltbedingt sind.

In Anlehnung an die von STUBBE (1941) gegebene letzte umfassende Beschreibung von *Antirrhinum*-Mutanten gilt für *subconnata I* (Abstammung Ketenversuch) folgende Diagnose:

subconnata I (sub I).

Ein sich variabel manifestierendes Gen. Penetranz etwa 98%, Expressivität etwa 93%, Keimfähigkeit etwa 52%. Entwicklung der Keimpflanzen im Vergleich zur Ausgangssippe im Anfang gehemmt, später ausgeglichen. Kotyledonen zeigen alle Übergänge zu einer einseitigen Verwachsung, so daß *pseudonormale, hemisynkotyle, monokotyle* und im Extremfall bei Umwandlung des Synkotyls zu einem Schlauchblatt, auch schildblattartige und becherförmige Keimblätter mit unifazialem Stiel ausgebildet werden. Demzufolge große morphologische Variabilität der jungen Pflanzen. In den höheren Wirteln Angleichung an die Ausgangssippe. Adventivsproßbildung gefördert. Blütenbildung wie die Ausgangssippe. (*subconnatus* — meist verwachsen).

d) Temperaturabhängigkeit der Keimversuche.

Der Einfluß der Umwelt auf die Merkmalsbildung eines sich variabel manifestierenden Gens ist von größtem Interesse, doch lassen sich bei Pflanzen die hierfür erforderlichen Versuche mit konstanten Bedingungen nur sehr schwer durchführen, zumal der entscheidende Einfluß in unserem Fall vor und während der Embryonalentwicklung erfolgen dürfte. Eine in diese Richtung gehende Analyse muß daher einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben. Die auf die jungen Keimpflanzen einwirkenden Umwelteinflüsse vermögen die Realisation des Merkmals nicht mehr zu verändern, da, wie oben dargelegt wurde, die Differenzierung der Kotyledonen im reifen Samen schon abgeschlossen ist. Dennoch wäre denkbar, daß eine die Keimfähigkeit vermindernde Temperatur sich entweder auf alle Kotyledonentypen gleichmäßig auswirkt oder bestimmte Formen besonders schädigt und somit eine Verschiebung des Manifestierungsverhältnisses bedingt.

Wie Tabelle 14 zeigt, bewirkt eine erhöhte Keimtemperatur eine Verminderung der Keimprozente sowohl bei den einzelnen Generationenfolgen der verschiedenen Haupttypen wie auch bei Sippe 50. Die Keimprozente bei Gewächshausbedingungen weisen meist etwas geringere Werte auf als das bei 20° C liegende Optimum, lassen sich aber nicht in die für steigende Temperaturen charakteristi-

sche abfallende Reihenfolge gruppieren, was durch die Inkonstanz sämtlicher für die Keimung maßgebender Faktoren zu erklären sein dürfte. Abgesehen von den absoluten Werten, auf die an anderer Stelle schon eingegangen wurde, reagieren die untersuchten Generationenfolgen der Mutante genau so wie Sippe 50.

Tabelle 14. *Einfluß von 4 verschiedenen Temperaturstufen einschließlich Gewächshausbedingungen auf die Keimfähigkeit von je 2 Generationenfolgen des Haupttyps Pseudonormal (Ketenversuch) und Monokotyl (Ernährungsversuch) sowie auf Sippe 50.*

Temperatur	Keimprozente				
	Pseudonormal Ketenversuch	Pseudonormal Ketenversuch	Monokotyl Ernährungsversuch	Monokotyl Ernährungsversuch	Sippe 50
20°	59,92	52,04	33,52	26,35	91,02
25°	46,97	42,54	29,47	27,87	71,78
30°	12,80	13,60	28,12	17,46	70,73
Gewächshaus	56,57	52,78	35,51	22,58	77,73

Die Beantwortung der 2. Frage, welchen Einfluß eine steigende Keimtemperatur auf die Manifestierung des Merkmals hat, gibt Tabelle 15. Es besteht keine Abhängigkeit der Manifestierung von der während der Keimung einwirkenden Temperatur, denn die einzelnen Haupttypen treten bei jeder Temperatur in annähernd gleichem Zahlenverhältnis auf.

Tabelle 15. *Einfluß der Keimtemperatur auf die Intensität der Manifestierung, ausgedrückt in Prozent der insgesamt gekeimten Individuen.*

Temperatur	Insgesamt geprüfte Keimlinge	p + h %	m %	u %
20°	2031	5,17	92,76	2,07
25°	3835	4,20	93,22	2,58
30°	2453	5,75	91,60	2,65
Gewächshaus	1278	3,83	93,04	3,13

Die für jede Temperaturstufe angeführten Werte stellen eine Zusammenfassung von 2 *monokotylen*, 1 *hemisynkotylen* und 3 *pseudonormalen* Generationenfolgen mit „normaler" Manifestierung dar.

e) Abweichende Manifestierung.

Für die Betrachtung der von der Norm abweichenden Manifestierung, d. h. derjenigen Manifestierungsverhältnisse mit einem unter 80% liegenden Anteil des *monokotylen* Haupttyps, sollen auch die bei 20° C angesetzten Keimversuche herangezogen werden. Da bei ihnen aus technischen Gründen der *pseudonormale* mit dem *hemisynkotylen* Haupttyp zusammen ausgezählt werden mußte, werden im folgenden nur 3 Manifestierungsklassen, nämlich *Pseudonormal + Hemisynkotyl*, *Monokotyl* und *Unifazial* berücksichtigt. Hierher gehört auch die bisher noch nicht erwähnte, bei einigen Pflanzen beobachtete „teilweise abweichende Manifestierung", die sich darin äußert, daß sich nur ein Teil der Nachkommenschaft einer Pflanze (bezogen auf geprüfte Kapseln) abweichend, der andere Teil jedoch normal manifestiert.

Ein Überblick über das gesamte in 1 *pseudonormalen*, 1 *hemisynkotylen* und 2 *monokotylen* Selektionslinien geprüfte Material (s. Tabelle 16) zeigt, daß von 152 untersuchten Pflanzen 26 (17,11%) eine abweichende bzw. teilweise

Tabelle 16. *Prozentualer Anteil der normalen, abweichenden und teilweise abweichenden Manifestierung für sämtliche, in allen 4 Selektionslinien untersuchten Pflanzen.*
K = Ketenversuch; E = Ernährungsversuch.

Selektionslinie	Geprüfte Pflanzen	Normale Manifestierung	Abweichende Manifestierung	Teilweise abweichende Manifestierung
Pseudonormal (K) .	24	87,50	8,33	4,17
Hemisynkotyl (K) .	35	97,14	2,86	—
Monokotyl (K) . . .	41	53,66	39,02	7,32
Monokotyl (E) . . .	52	94,23	1,92	3,85
Insgesamt	152	82,89	13,16	3,95

abweichende Manifestierung in ihrer Nachkommenschaft aufweisen, die bei den einzelnen Selektionslinien in verschiedener Häufigkeit in Erscheinung tritt. Sie ist bei der Selektion des *monokotylen* Haupttyps der Herkunft Ketenversuch mit 39,02% am größten.

In Tabelle 17 wurden alle Pflanzen mit abweichender Manifestierung jeder Selektionslinie zusammengestellt und nach dem prozentualen Anteil des *monokotylen* Haupttyps geordnet. Ein Überblick zeigt, daß es keinen Anhaltspunkt für das Vorkommen bestimmter typischer „Spaltungsverhältnisse" gibt, sondern daß der Anteil des *monokotylen* Haupttyps in Prozentsätzen vertreten ist, die eine kontinuierliche Reihe von 78,57—25,70% bilden. Mit seiner Abnahme ist in der

Tabelle 17. *Angabe der Manifestierungsverhältnisse der 26 sich in ihrer Nachkommenschaft abweichend manifestierenden Pflanzen, innerhalb jeder Selektionslinie nach dem prozentualen Anteil des monokotylen Haupttyps geordnet.*

Selektionslinie	Geprüfte			p + h	m	u
	Pflanzen	Kapseln	Keimlinge	%	%	%
Pseudonormal (Ketenversuch)	1	7	52	7,70	73,07	19,23
	1	7	98	13,27	71,42	15,31
	1	4	144	9,03	69,44	21,53
Monokotyl (Ernährungsversuch)	1	3	54	5,56	77,78	16,66
	1	3	20	-	65,00	35,00
	1	3	23	-	47,83	52,17
Monokotyl (Ketenversuch)	1	5	126	5,56	78,57	15,87
	1	5	111	7,20	78,38	14,42
	1	5	94	11,70	76,60	11,70
	1	6	80	7,50	71,26	21,24
	1	5	135	11,11	68,89	20,00
	1	8	232	5,60	67,67	26,73
	1	5	102	1,96	66,67	31,37
	1	8	98	11,22	66,34	22,44
	1	5	187	3,21	63,10	33,63
	1	4	69	8,69	62,31	29,00
	1	5	42	—	57,06	42,94
	1	4	115	1,74	52,17	46,09
	1	7	276	4,11	50,36	44,33
	1	4	49	—	44,90	55,10
	1	5	306	1,63	41,18	57,19
	1	3	35	2,86	40,00	57,14
	1	4	15	—	33,33	66,67
	1	4	23	-	30,45	69,55
	1	6	179	—	25,70	74,30
Hemisynkotyl (Ketenversuch)	1	3	58	91,38	8,62	—

Regel in gleicher Weise eine kontinuierlich ansteigende Zunahme des *unifazialen* Haupttyps von etwa 11—74% verbunden, während der relativ geringe Anteil des *pseudonomalen* + *hemisynkotylen* Haupttyps im Verlauf dieser Reihe größeren Schwankungen unterliegt, aber doch die Tendenz einer Abnahme im Sinne des *monokotylen* Haupttyps zeigt. Eine Ausnahme bildet die einzige, in der *hemisynkotylen* Selektionslinie aufgetretene Pflanze, in deren Nachkommenschaft der *monokotyle* Haupttyp mit nur 8,62% und der *pseudonormale* + *hemisynkotyle* Haupttyp mit 91,38% vertreten ist, während der *unifaziale* Haupttyp gar nicht in Erscheinung tritt.

Die Frage, wieweit die von der Norm abweichende Manifestierung modifikativ oder mutativ bedingt ist, läßt sich an Hand des vorliegenden Materials nicht eindeutig klären, da die Nachkommenschaft von sich abweichend manifestierenden Pflanzen nur in wenigen Fällen geprüft werden konnte. Das erstmalige Auftreten von Pflanzen mit abweichender Manifestierung ist verschieden. So wurden z. B. in der *monokotylen* Selektionslinie (Abstammung Ketenversuch) in einer sich normal manifestierenden Generation 4 Pflanzen geselbstet, von denen 3 abweichende und nur 1 normale Manifestierung in ihrer Nachkommenschaft ergaben. In einem anderen Fall wurden in einer sich normal manifestierenden Generation 8 Pflanzen geselbstet, von denen 4 eine Nachkommenschaft mit abweichender, 1 eine Nachkommenschaft mit normaler Manifestierung und 3 eine teils sich normal, teils abweichend manifestierende Nachkommenschaft erbrachten. Von der sich abweichend manifestierenden Generation wurden insgesamt 5 Pflanzen geselbstet, die ihrerseits wieder eine Nachkommenschaft mit abweichender Manifestierung ergaben. In diesen Fällen treten also in einer Generation mehrere bis viele Pflanzen auf, die sich in ihrer Nachkommenschaft abweichend manifestieren.

In anderen Fällen dagegen, z. B. in der *monokotylen* Selektionslinie (Abstammung Ernährungsversuch), wie auch in der *pseudonormalen* Selektionslinie traten in ihrer Nachkommenschaft abweichend manifestierende Pflanzen immer nur als Einzelindividuen auf, die dann allerdings, soweit bisher geprüft, ihre abweichende Manifestierungstendenz erhalten.

Bei der auf Tabelle 17, letzte Zeile, angeführten *hemisynkotylen* Pflanze mit einem extrem hohen Anteil *pseudonormaler* + *hemisynkotyler* Keimlinge in ihrer Nachkommenschaft ergaben die beiden Folgegenerationen eine Linie mit dem gleichen „Spaltungsverhältnis" wie die Ausgangspflanze und eine andere, klar zu unterscheidende Linie mit bedeutend höherem Anteil *monokotyler* sowie *unifazialer* Keimlinge. Wir müssen daher schließen, daß die abweichende Manifestierung genetisch bedingt ist, daß sie häufig mutativ entstehen kann und allem Anschein nach auf der Wirkung multipler Allele beruht.

Für die übrigen Selektionslinien der Tabelle 17 ist infolge der kontinuierlichen Abnahme des Anteils *monokotyler* Individuen die Deutung im Sinne multipler Allele unwahrscheinlich. Eine Entscheidung hierüber ist erst möglich, wenn genügend großes Material untersucht ist, und die erforderlichen Kreuzungen durchgeführt sind.

Es gibt, wie schon angedeutet, in einigen Selektionslinien Pflanzen, deren Nachkommenschaft nur zum Teil eine abweichende Manifestierung zeigt. Ein Teil ihrer Kapseln ergibt eine „normale Aufspaltung", der andere Teil eine

„abweichende Aufspaltung" in die 4 verschiedenen Haupttypen. Der Grund zu einem solchen Verhalten könnte einmal im Auftreten somatischer Mutationen zu suchen sein, zum anderen in der Einwirkung von Außenfaktoren. Infolge des gestaffelten Aufblühens der an den Haupt- und Nebeninfloreszenzen ansetzenden Blüten unterliegen die einzelnen Kapseln jeder Pflanze während ihrer etwa 4—6 Wochen dauernden Entwicklungszeit jeweils anderen Außenbedingungen, zumal die Versuche an 2 verschiedenen Orten durchgeführt werden mußten und die Blühperiode der Pflanzen sich infolge verschiedener Aussaattermine über den ganzen Sommer bis tief in den Herbst hinein erstreckte.

Die oben beschriebene Beobachtung findet einen Parallelfall in den von STRAUB (1948) bei *Petunia* gefundenen Verhältnissen. Es gelang ihm, bei mehreren *Petunia*-Pflanzen durch willkürliche Veränderung der Ernährungsbedingungen sowohl Früchte mit normalem wie auch erhöhtem Gehalt an trikotylen Keimlingen zu erzeugen und damit zu beweisen, „daß Ernährungsfaktoren die Keimblattzahl modifizieren", daß z. B. „Herbstbedingungen" durch den von ihnen hervorgerufenen Nahrungsmangel den Prozentsatz an trikotylen Individuen erhöhen. Er fand weiterhin, daß die Möglichkeit zu dieser Modifizierung der Keimblattzahl bei anderen *Petunien*-Rassen nicht gegeben war. Für eine Modifizierung der Keimblattzahl durch Ernährungseinflüsse scheint also eine ganz bestimmte genetische Grundlage erforderlich zu sein.

Ob bei *Antirrhinum* mut. *subconnata I* bei den sich in ihrer Nachkommenschaft teils normal, teils abweichend manifestierenden Individuen somatische Mutationen oder durch veränderte Umwelteinflüsse entstandene Modifikationen eine Rolle spielen, läßt sich bisher nicht entscheiden, da die Nachkommenschaften der sich abweichend manifestierenden Kapseln noch nicht geprüft wurden.

f) Kreuzungen.

Die Analyse eines sich variabel manifestierenden Gens müßte, um Anspruch auf Vollständigkeit zu erheben, auch die Frage nach dem Einfluß eines anderen genotypischen Milieus auf die Manifestierungsintensität mit erfassen. Um das Merkmal homozygot in eine andere Sippe zu überführen, bedarf es einer mehrere Generationen dauernden Selektionsarbeit. Da diese Untersuchung bei Pflanzen mit einem Zeitaufwand von vielen Jahren verbunden ist, kann in vorliegender Arbeit über ein diesbezügliches Ergebnis nicht berichtet werden. Auf das Verhalten der Mutante *subconnata I* bei Kreuzungen sei jedoch kurz hingewiesen.

Reziproke Kreuzungen von *subconnata I*, und zwar von Individuen, die den 3 Selektionslinien *Pseudonormal*, *Hemisynkotyl* und *Monokotyl* angehören, mit der Ausgangssippe 50 ergaben in der F_1 eine vollständige Dominanz der Ausgangsform. Die wenigen vorhandenen *monokotylen* Keimlinge sind nicht auf einen Einfluß des Allels *subconnata I* zurückzuführen, da sie bei Selbstungen in der Ausgangssippe auch immer in ganz geringem Prozentsatz, ähnlich wie die trikotylen Keimlinge, auftreten. Die subletale Wirkung des Allels *subconnata I* kommt in der F_1 ebenfalls nicht zum Ausdruck, wie folgendem Vergleich (s. Tabelle 18) zwischen den Keimlingen einer F_1 und denen von geselbsteten Individuen der Sippe 50 zu entnehmen ist.

Ähnlich wie die F_1 aus Kreuzung mit Sippe 50 verhalten sich die F_1-Generationen aus Kreuzungen mit den Sippen: 2249, Stein und Standard. Auch hier

Tabelle 18. *Vergleich der phänotypischen Manifestierung von Keimlingen der Sippe 50 mit denen einer F_1 aus Sippe 50 × subconnata I (d = dikotyl).*

Untersuchte Kreuzung	Geprüfte Keimlinge	Gekeimt %	Phänotyp der Keimpflanzen d %	m %	u %	tri %
sub I × Sippe 50	1772	89,27	98,98	0,28	—	0,74
reziprok Sippe 50 × s	5279	91,02	97,64	0,42	—	1,94

finden sich vereinzelt *monokotyle* und etwas häufiger trikotyle Individuen. *Unifaziale* Keimlinge fehlen völlig. Soweit sich bei dem bisher vorliegenden Material, das jedoch für eine endgültige Aussage noch nicht ausreicht, nachweisen ließ, verhält sich die Keimfähigkeit der drei F_1-Generationen anders. Sie scheint bei Sippe 2249 und bei Sippe Stein niedriger, bei der Standardsippe höher als die des dominanten Kreuzungspartners zu sein.

Die Spaltungszahlen der F_2 stellen den Mittelwert aus mehreren Kreuzungen dar, die jeweils mit verschiedenen, sich in ihrer Nachkommenschaft normal manifestierenden Individuen der Mutante durchgeführt wurden. Als Kreuzungspartner wurden außer den obenerwähnten Sippen 11 Mutanten gewählt, die in 7 verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind. Tabelle 19 gibt das Ergebnis der F_2-Spaltung mit den dazugehörigen Keimprozenten wieder. Da die Auszählungen bei 20° C durchgeführt wurden, mußte wiederum eine Zusammenlegung des *hemisynkotylen* Haupttyps mit allen dikotylen Individuen erfolgen. Diese setzen sich zusammen: 1. aus dem in den homozygoten Individuen von *subconnata I* vorkommenden *pseudonormalen* Haupttyp, 2. aus allen für *subconnata I* heterozygoten Individuen (50%) und aus den zu 25% vorhandenen *Sub I Sub I*-Pflanzen. Auch die trikotylen Individuen, die immer, wenn auch nur zu einem sehr geringen Prozentsatz vorhanden sind, sollen der besseren Übersicht halber mit zur Gruppe der dikotylen Keimlinge gerechnet werden. Bei einer Zugrundelegung des normalen Manifestierungsverhältnisses von 6% p + h : 91% m : 3% u,

Tabelle 19. *F_2-Spaltungen von Kreuzungen der Mutante subconnata I mit 4 Sippen von Antirrhinum majus einschließlich der Ausgangssippe 50 und 11 Mutanten mit Angabe der Keimprozente.*

Kreuzung	Geprüfte Keimlinge	Gekeimt %	p+h+d+tri %	m %	u %
(*sub I* × Sippe 50) rez. × s	887	80,34	85,08	14,69	0,23
(*sub I* × Sippe 2249) × s	974	66,35	84,54	14,02	1,44
(*sub I* × Sippe Stein) × s	1408	79,15	85,83	13,89	0,28
(*sub I* × Stand. Sippe) × s	2742	93,82	79,32	19,18	0,50
(*sub I* × *Div*) rez. × s	1231	84,26	82,16	16,49	1,35
(*sub I* × *serp*) rez. × s	1542	83,44	83,67	15,53	0,80
(*sub I* × *marm Aur*) rez. × s	2308	87,19	81,69	16,96	1,35
(*sub I* × *fis*) × s	1031	82,02	86,93	12,97	0,10
(*sub I* × *bip*) × s	381	82,11	86,93	11,47	1,60
(*sub I* × *niv*) rez. × s	2444	77,64	84,80	13,52	1,67
(*sub I* × *eos*) rez. × s	1465	82,58	86,93	12,93	0,14
(*sub I* × *fim*) × s	1534	78,99	86,76	12,25	0,99
(*sub I* × *sten*) × s	1593	80,29	88,04	11,51	0,45
(*sub I* × *Bas*) × s	1652	89,39	85,35	14,47	0,18
(*sub I* × *dra*) rez. × s	1389	85,79	82,40	16,18	1,42
Erwartetes Spaltungsverhältnis	—		85,00	14,50	0,50

einer Keimfähigkeit für homozygote *subconnata I*-Pflanzen von 50% und für heterozygote *subconnata I*-Pflanzen von 90% läßt sich das theoretisch zu erwartende Spaltungsverhältnis errechnen. Es enthält 85% *dikotyle*, 14,5% *monokotyle* und 0,5% *unifaziale* Individuen.

Da die Manifestierung des *monokotylen* und des *unifazialen* Haupttyps in der F_2 dieser Erwartung im wesentlichen entspricht (s. Tabelle 19), läßt sich daraus schließen, daß die Mutante *subconnata I* ein für die F_2 normales Aufspaltungsverhältnis zeigt.

Eine auffallende Ausnahme bildet die Kreuzung von *sub I* × Standardsippe, die in der F_2 sowohl einen höheren Anteil des *monokotylen* Haupttyps als auch von Keimprozenten zeigt. Rückkreuzungen der F_1 mit dem rezessiven Elter bestätigen diese Beobachtung. Auch hier verhält sich die Standardsippe, allerdings auch die Sippe Stein, von dem erwarteten Spaltungsverhältnis verschieden. Sie zeigt wie bei den F_2-Spaltungen einen wesentlich höheren Anteil des *monokotylen* Haupttyps. Tabelle 20 gibt einen Überblick über die Spaltungszahlen bei Rückkreuzungen mit 4 verschiedenen Sippen.

Tabelle 20. *Rückkreuzung einer F_1 aus subconnata I × 4 verschiedenen Sippen einschließlich der Ausgangssippe 50 mit dem rezessiven Elter.*

Rückkreuzung	Geprüfte Keimlinge	Gekeimt %	p+h+d+tri %	m %	u %
(*sub I* × S. 50) × *sub I* . .	502	74,04	62,20	33,33	4,47
(*sub I* × S. 2249) × *sub I* .	441	78,75	63,10	33,26	3,64
(*sub I* × S. Stein) × *sub I* .	531	92,79	57,47	41,21	1,32
(*sub I* × Stand. S.) × *sub I*.	444	83,50	53,62	41,40	4,98
Erwartetes Spaltungsverhältnis			66,00	33,00	1,00

Der Einfluß eines fremden genotypischen Milieus vermag, soweit er in der F_2 schon wirksam werden kann, in den meisten hier geprüften Fällen die Manifestierungsintensität der Mutante *subconnata I* nicht zu verändern. Der bei der Standardsippe und eventuell auch bei Sippe Stein (s. Tabelle 20) liegende Ausnahmefall bedarf noch einer weiteren Prüfung.

III. Heterogenie gleicher Phäne.

Außer der beschriebenen Mutante *subconnata I* wurden in einem *Antirrhinum*-Material, das der Klärung anderer Fragen diente, noch weitere „*monokotyle* Spaltungen" gefunden. Es war zu untersuchen, ob diese neuen, spontan aufgetretenen, mutativ bedingten Phäne das Ergebnis einer wiederholten Mutation des Gens *subconnata I* sind, oder ob es sich dabei um andere, von *subconnata I* unabhängige Gene handelt. Die Prüfung der mono- bzw. heterogenen Bedingtheit erfolgte durch reziproke Kreuzungen der neuen Formen mit der Mutante *subconnata I* sowie der Mutanten untereinander. Durch das Auftreten des gleichen Phänotyps in der F_1 — zum mindesten durch das Erscheinen *monokotyler* Keimlinge — wäre der Beweis erbracht, daß die phänisch gleichen Mutanten auf Allelen desselben Gens beruhen. Da jedoch jede F_1 der für diese Prüfung durchgeführten Kreuzungen phänotypisch der *Ausgangssippe 50* glich und nur dikotyle Individuen hervorbrachte, dürfte es sich hier in jedem Fall um Heterogenie gleicher Phäne handeln.

Die Analyse der 3 in Frage kommenden Allele, die vorläufig mit *sub II*, *sub III* und *sub IV* bezeichnet werden sollen, konnte in den 2 zur Verfügung stehenden Jahren nicht bis zu einem endgültigen Ergebnis durchgeführt werden. Dennoch soll eine kurze Darstellung der bisherigen Beobachtungen folgen, da sie das durch das Ergebnis der Kreuzungen schon zu vermutende, von der Mutante *subconnata I* abweichende Verhalten bestätigen.

1. subconnata II.

In einem Mutantenmaterial, das für die Analyse von Trisomen im Jahre 1947 angebaut wurde, trat bei Selbstung zweier Pflanzen, von denen eine auf die Kombination $\frac{sten\ del}{sten\ del}$ *Uni Pal* und die andere auf eine Kreuzung zwischen *sten del Uni Pal* mit Sippe 50 zurückzuführen war, eine Spaltung in *dikotyle*, *hemisynkotyle* und *monokotyle* Keimlinge auf. Die dikotylen Keimlinge bildeten den weitaus größten Anteil, doch war infolge der Kleinheit des Materials ein Urteil über das Manifestierungsverhältnis noch nicht möglich.

In der nächsten Generation variiert das Manifestierungsverhältnis der Nachkommen von 6 *monokotylen* und 1 *hemisynkotylen* Pflanze sehr stark im Gegensatz zu der relativen Einheitlichkeit bei der Mutante *subconnata I*. Es lassen sich 2 Gruppen unterscheiden, in denen auch noch *unifaziale* Keimlinge auftreten. Bei der ersten, in der 130 Nachkommen von 2 *monokotylen* Pflanzen ausgezählt wurden, ist bei einem Manifestierungsverhältnis von etwa

27% d : 14% h : 57% m : 2% u

der *monokotyle* Typ am häufigsten vertreten. Bei der zweiten, in der 350 Nachkommen von 4 *monokotylen* und 1 *hemisynkotylen* Pflanze untersucht wurden, ist bei einem durchschnittlichen Manifestierungsverhältnis von etwa

52% d : 14% h : 30% m : 4% u

der Anteil der *dikotylen* Keimlinge am größten.

Die Nachkommen der ersten, in der 2. Generation beobachteten Manifestierungsgruppe „spalten" in der 3. Generation in der gleichen Weise. Die Nachkommen der zweiten Gruppe dagegen lassen noch 3 weitere, deutlich voneinander zu unterscheidende Manifestierungsverhältnisse erkennen. Ein Teil der phänotypisch dikotylen Individuen scheint vollkommen zum normalen Allel zurückzumutieren, da seine Nachkommenschaft nur aus normalen Individuen bestand, ganz im Gegensatz zur Mutante *subconnata I*, bei der eine derartige Beobachtung nie gemacht wurde (s. Tabelle 21 letzte Zeile).

Tabelle 21. *Darstellung der 5 bei der Mutante sub II in der 3. Generation gefundenen Manifestierungsgruppen, ausgedrückt durch den prozentualen Anteil der einzelnen Kotyledonentypen mit Angabe der Keimprozente.*

Manifestierungsgruppe	Geprüfte		Gekeimt	d + h	m	u	tri
	Pflanzen	Keimlinge	%	%	%	%	%
1	3	913	76,27	40,31	56,52	3,07	—
2	6	2375	78,62	65,18	34,19	0,55	0,08
3	6	2896	85,59	80,62	19,06	0,25	0,07
4	5	2631	89,65	92,82	6,69	0,30	0,19
5	3	1010	96,60	98,81	—	—	1,19

Die in der 3. Generation vorliegenden Manifestierungsverhältnisse werden in Tabelle 21 zusammengefaßt. Da die Untersuchung in Petrischalen bei 20° C erfolgte, mußten die *dikotylen* mit den *hemisynkotylen* Keimlingen zusammen ausgezählt werden. Hinsichtlich des Anteils der Kotyledonentypen: *dikotyl* + *hemisynkotyl*, *monokotyl* und *unifazial* besteht bei den einzelnen Manifestierungsgruppen eine klare Korrelation. Mit einer regelmäßigen Abnahme der *monokotylen* Typen ist eine ebensolche Zunahme der anderen 3 Kotyledonentypen wie auch der trikotylen Keimlinge verbunden. Diese sind jedoch von untergeordneter Bedeutung, da sie für Sippe 50 mit einem Anteil von 1,94 ± 0,18% charakteristisch sind und somit zu den *dikotylen* Keimlingen gezählt werden könnten. Wieweit die 3 Pflanzen der Gruppe 5 Rückmutanten zum normalen Allel darstellen, oder ob es sich bei deren Nachkommen um eine ganz extreme Manifestierung der Mutante *subconnata II* handelt, kann erst in der nächsten Generation geklärt werden.

Eine sehr interessante Beziehung besteht ferner zwischen den Keimprozenten und den Manifestierungsgruppen. Mit einer Verminderung des *monokotylen* Typs von 56 auf 0% steigen sie gleichmäßig von 76—96% an, so daß diese Mutante, ebenso wie *subconnata I*, zu den subletalen Genen von *Antirrhinum majus* gerechnet werden kann.

Im vorliegenden Fall dürfte die Vorstellung von multipen Allelen oder Modifikationsgenen, die diese unterschiedliche, aber durch klare Gruppenbildung doch greifbare Manifestierung hervorrufen, gerechtfertigt sein. Die Frage, ob die verschiedenen Manifestierungsgruppen immer wieder charakteristische „Spaltungen" ergeben, somit also eine Selektion auf einzelne Manifestierungsgruppen möglich ist, wird erst nach mehreren Generationen klar zu entscheiden sein.

2. subconnata III.

In einer 1945 von STUBBE angesetzten Neuaussaat von Mutanten, die im Verlauf früherer Untersuchungen aufgetreten waren, fanden sich in einer Saatnummer, die für ein den Wuchs hemmendes Gen spaltete, *dikotyle*, *monokotyle* und *unifaziale* Keimlinge. In der 2. Generation wurden die Nachkommen einer *dikotylen*, 5 *monokotyler* und 3 *unifazialer* Pflanzen geprüft. Im Vergleich zu den beiden Mutanten *subconnata I* und *subconnata II* war der geringe Prozentsatz an *monokotylen* Typen, das völlige Fehlen *unifazialer* Typen, sowie der beachtliche Anteil *trikotyler* Keimlinge bei den Nachkommen aller 8 untersuchten Pflanzen auffallend. Tabelle 22 gibt diese Verhältnisse noch einmal in genauen Zahlen wieder.

Ein weiterer Unterschied ließ sich bezüglich der Manifestierungsintensität der von einer Pflanze stammenden Kapseln nachweisen. Während, besonders

Tabelle 22. *Manifestierungsverhältnisse der Mutante subconnata III, ausgedrückt durch den prozentualen Anteil aller auftretenden Kotyledonentypen in der 1. Generation.*

Phänotyp der untersuchten Pflanzen	Geprüfte		d + h	m	u	tri
	Pflanzen	Keimlinge	%	%	%	%
Dikotyl	1	222	77,93	13,96	—	8,11
Monokotyl . . .	5	511	92,76	7,05		0,19
Unifazial . . .	3	366	91,80	0,55	—	7,65

bei der Mutante *subconnata I*, auch bei den extremsten Schwankungen innerhalb der Nachkommenschaft einzelner Kapseln derselben Pflanze in jedem Fall *monokotyle* Keimlinge vorhanden waren, gibt es bei *subconnata III* Pflanzen, vornehmlich in der 2. und 3. Generation, bei denen bis 100% der geprüften Kapseln weder *monokotyle* noch *unifaziale* Keimlinge aufweisen, so daß lediglich das Vorhandensein *hemisynkotyler* Typen, die in den Gewächshausauszählungen erfaßt werden konnten, auf ein sich in dieser Richtung variabel manifestierendes Gen schließen läßt. Daß auch in diesen extremen Fällen keine Rückmutation zum normalen Allel vorliegt, ist aus der Nachkommenschaft der *dikotylen* Typen solcher Kapseln ersichtlich, in der sich die *monokotylen* Typen plötzlich wieder zu einem hohen Prozentsatz manifestieren können.

In der 2. und 3. Generation konnte das Manifestierungsverhältnis der Nachkommen von Einzelpflanzen leider nicht miteinander verglichen werden, da je Pflanze nicht immer genügend Kapseln zur Verfügung standen. Es wurde daher die Nachkommenschaft von Geschwisterpflanzen zusammengefaßt. 59 in der 1. und 2. Generation geprüfte Pflanzen weisen in ihrer Nachkommenschaft ein durchschnittliches Manifestierungsverhältnis von etwa

$$88\,\%\ \mathrm{d} + \mathrm{h} : 7\,\%\ \mathrm{m} : 1\,\%\ \mathrm{u} : 4\,\%\ \mathrm{tri}$$

auf. Eine aus 4 Geschwisterpflanzen bestehende Gruppe der 2. Generation bildet die einzige Ausnahme. Ihre Nachkommenschaft manifestiert sich mit einem 65% betragenden Anteil *monokotyler* Keimlinge.

In der 3. Generation ist eine Verschiebung zugunsten der *monokotylen* Typen zu beobachten. Es wurde die Nachkommenschaft von *dikotylen, hemisynkotylen, monokotylen* und *trikotylen* Pflanzen — insgesamt 5120 Keimlinge — untersucht. Die Manifestierungsgruppe mit einem Anteil von 7% *monokotylen* Typen war bei 3412 Keimlingen am häufigsten vertreten. Eine weitere Manifestierungsgruppe mit einem Anteil von 26% *monokotylen* und 13% *unifazialen* Typen wurde bei 1533 untersuchten Keimlingen gefunden. Die dritte, nur bei 4 Pflanzen mit 175 Keimlingen festgestellte Manifestierungsgruppe mit einem Durchschnittswert von 82% *monokotylen* Individuen fand sich ausschließlich in der Nachkommenschaft der schon in der 2. Generation erwähnten, als Ausnahmefall beschriebenen Manifestierung.

Eine Abhängigkeit der sehr variablen Keimprozente von der Intensität der Manifestierung, wie sie bei der Mutante *subconnata II* vorhanden ist, konnte bei *subconnata III* nicht festgestellt werden. Sie liegen weit unter dem für die Sippe 50 charakteristischen Durchschnitt, schwanken im Extrem je Pflanze zwischen 21 und 66% und zeigen mit diesem Verhalten eine gewisse Ähnlichkeit mit den Keimprozenten der Mutante *subconnata I*.

Worauf diese Schwankungen der Keimprozente einerseits und die wechselnden Manifestierungsverhältnisse andererseits bei der Mutante *subconnata III* beruhen, konnte noch nicht ermittelt werden. Es ist denkbar, daß Modifikationsgene dafür verantwortlich sind, doch kann auch eine besondere Empfindlichkeit der Mutante gegen bestimmte Umweltbedingungen bestehen. Bei der weiteren Analyse wird daher der Bedeutung von Außenfaktoren besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden müssen.

3. subconnata IV.

Im Jahre 1947 trat bei der Aussaat einer Kapsel der Sippe 2249 eine „Spaltung" in 13 *dikotyle* und 3 *monokotyle* Keimpflanzen auf. Die Kotyledonen der letzten waren sehr groß, in der Mitte grubig vertieft, was auf eine Verwachsungstendenz der beiden Keimblätter schließen läßt. Das in der 2. Generation geprüfte, von den beiden *monokotylen* Pflanzen abstammende Material war sehr klein, wies aber infolge der auftretenden *monokotylen* und *unifazialen* Kotyledonentypen auf ein mutativ bedingtes Merkmal hin. In der 3. Generation konnten nur die Nachkommen einer *dikotylen* und einer *monokotylen* Pflanze untersucht werden. Das Ergebnis ist in Tabelle 23 zusammengefaßt, die gleichzeitig den regelmäßig in der Sippe 2249 vorkommenden Anteil veränderter Keimpflanzen wiedergibt.

Tabelle 23. *Manifestierungsverhältnisse der Mutante subconnata IV in der 3. Generation im Vergleich zur Ausgangssippe.*

Phänotyp der untersuchten Pflanze	Geprüfte Keimlinge	d + h %	m %	u %	tri %
Dikotyl	97	94,85	4,12	1,03	—
Monokotyl	450	85,34	13,11	1,33	0,22
Sippe 2249	492	95,12	4,47	0,41	—

Es geht daraus hervor, daß das Auftreten *monokotyler* Typen für die Sippe 2249 charakteristisch, und sogar das Vorkommen *unifazialer* Typen nicht ausgeschlossen ist. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß es sich hier um einen ähnlichen Fall handelt, wie die von DE VRIES (1903) an verschiedenen Objekten eingehend studierte Trikotylie. Nach strenger Selektion gelangte er, je nach dem Gehalt an trikotylen Individuen, zur Aufstellung von „Halb-" und „Mittelrassen", d. h. er konnte eine Vererbbarkeit der Trikotylie nachweisen und eine Anreicherung von trikotylen Individuen bis zu einer bestimmten Grenze erzielen. Durch die Steigerung des Anteils *monokotyler* Keimlinge bei *subconnata IV* nach einer sich auf 2 Generationen erstreckenden Selektion auf 13% ist die Möglichkeit einer weiteren Anreicherung *monokotyler* Keimpflanzen durchaus denkbar. doch lassen erst die nächsten Generationen eine endgültige Aussage hierüber zu.

Es sei noch erwähnt, daß auch in 3 anderen *Antirrhinum*-Sippen *monokotyle* Keimlinge auftreten, und zwar bei Sippe Stein zu etwa 3%, bei der Standardsippe zu etwa 2% und bei Sippe 50 zu 0,4%. Es scheint also für jede Sippe ein bestimmter Prozentsatz von *monokotylen* Individuen typisch zu sein. Hierher sind auch die beiden folgenden Beispiele zu rechnen, die mit der Saatnummer ihres ersten Auftretens bezeichnet wurden.

4. 460/1948.

In einem großen von STUBBE im Jahre 1948 angebauten *Antirrhinum*-Material zur Analyse von mutablen Genen (Kreuzungen, Rückkreuzungen und Selbstungen) fanden sich in einigen Saatnummern der Mutante *perlutea monokotyle* und *hemisynkotyle* Typen, die im fortgeschrittenen Entwicklungsstadium morphologisch die gleichen Reduktionserscheinungen aufwiesen, wie sie für die Mutante *subconnata I* eingehend beschrieben wurden. Von 13 verschiedenen

Saatnummern wurden 15 (*monokotyle*, *hemisynkotyle* und *trikotyle*) Pflanzen zur Nachzucht verwendet, doch fanden sich in der nächsten Generation unter 3622 geprüften Keimlingen nur 0,72% *monokotyle* Formen bei einem Gesamtmanifestierungsverhältnis von 97,68% d + h : 0,72% m : 1,60% tri. Die durchschnittliche Keimfähigkeit beträgt 90%. Von einer Vererbung des Merkmals kann hier also nicht gesprochen werden.

5. 476/1948.

In einem anderen von Stubbe durchgeführten Versuch traten in einem größeren Kreuzungs- und Rückkreuzungs- sowie Selbstungsmaterial der Mutante *graminifolia* gleichfalls *monokotyle* Formen auf. 17 dieser von 9 Pflanzen stammenden Keimlinge wurden aufgezogen. Ihre Nachkommenschaft — insgesamt 3014 geprüfte Individuen — ergab bei einer Keimfähigkeit von 82% ein Phänotypenverhältnis von 98,82% d + h : 0,34% m : 0,84% tri, was ebenfalls auf den modifikativen Charakter dieses Merkmals schließen läßt. Bei den 2 zuletzt genannten Beispielen wurden die Auszählungen in Petrischalen vorgenommen, da in erster Linie Wert auf die Erfassung eines möglichst großen Materials und die Ermittlung des *monokotylen* Haupttyps gelegt wurde. Eine Aussage über den Anteil des hemisynkotylen Haupttyps kann daher nicht erfolgen.

Einschließlich der Mutante *subconnata I* sind 6 Fälle bekannt geworden, in denen sich das Merkmal der Monokotylie zeigte. In 4 Fällen konnte nachgewiesen werden, daß das Auftreten des gleichen Phänotyps auf 4 verschiedene, nicht allele, das gleiche Phän bedingende Gene zurückgeführt werden kann. In den beiden anderen Fällen beruht die Erscheinung der Monokotylie auf modifikativer Grundlage.

C. Die Beziehung der bei *Antirrhinum majus mut. subconnata I* vorliegenden Beobachtungen zum Problem der Phylogenie der Monokotyledonen.

Als Abschluß vorliegender Beobachtungen drängt sich die Frage nach dem phylogenetischen Wert derartiger mutativ bedingter Veränderungen auf. Das die Mutante *subconnata I* charakterisierende Merkmal, die Einkeimblättrigkeit, die hier in einer den *Dikotyledonen* angehörenden Familie in Erscheinung tritt, stellt gleichzeitig ein Hauptmerkmal der zweiten, die Angiospermen vertretenden Pflanzengruppe, der *Monokotyledonen*, dar. Die Phylogenie dieser Gruppe war von jeher ein Punkt heftiger Diskussionen. Jussieu (1748—1836) war der erste, der den Merkmalen der Ein- und Zweikeimblättrigkeit eine so grundlegende Bedeutung zuschrieb, daß er die *Angiospermen* danach in 2 Hauptgruppen gliederte, und zwar schloß er die *Monokotyledonen* an die *Gymnospermen* an und ließ die *Dikotyledonen* den Abschluß seines allerdings noch nicht unter phylogenetischen Gesichtspunkten stehenden Systems bilden. Die Möglichkeit einer phylogenetischen Ableitung der *Dikotyledonen* von den *Monokotyledonen* in obenerwähntem Sinne wurde nach der Jahrhundertwende nur von wenigen Autoren (Čelakovsky, Lyon, Lindinger) versucht. Während eine andere Gruppe von Autoren (Naegeli, Kny, Drude, Warming, Engler, Nawashin u. a.) die gemeinsamen Vorfahren für die *Monokotyledonen* und *Dikotyledonen*

sehr weit in die hypothetische Gruppe der *Pro-Angiospermen* und *Pro-Gymnospermen* zurückverlegen und 2 vollkommen getrennte, aber gleichwertige parallele Entwicklungsreihen für beide Gruppen annehmen, geht eine dritte, jetzt zum größten Teil anerkannte und von R. v. Wettstein vertretene Beurteilung dahin, die *Monokotyledonen* von den Vorfahren rezenter Dikotyledonen abzuleiten.

Unter der Fülle von Argumenten, die für die jetzt geltende Auffassung angeführt werden, und die in erster Linie die beiden Hauptunterschiede dieser Gruppen, nämlich die Anatomie des Stengels und die Zahl der Kotyledonen betreffen, soll hier auf die Untersuchungen von Sargant (1903) hingewiesen werden. Sie versuchte, auf Grund des Gefäßbündelverlaufes der Kotyledonen und des Hypokotyls den Beweis für die Möglichkeit der Ableitung der Monokotyledonen von den Dikotyledonen zu führen. Sie kommt zu dem Schluß, daß der Kotyledo von *Anemarrhena*, dem nach ihrer Ansicht primitivsten Typ unter den Keimpflanzen der Monokotyledonen, ein Verwachsungsprodukt zweier Keimblätter sein muß und dehnt diese Hypothese über alle Monokotyledonen aus.

Arber (1925) vertritt wie Coulter und Land (1914) die Ansicht, daß die Einkeimblättrigkeit der *Monokotylen* weder auf Verschmelzung der beiden Keimblätter, noch auf den Ausfall des 2. Kotyledos zurückzuführen sei, sondern einen durch veränderten Wachstumsrhythmus bedingten völlig neuen Typ darstellt. Sie weist auf die Fragwürdigkeit der Synkotylie-Hypothese von Sargant hin, da jedes *Dikotylen*-Keimblatt gleichfalls ein symmetrisches Gefäßbündelsystem aufweist.

Lotsy (1911) stimmt der Auffassung bei, daß der dikotyle Charakter zwar der phylogenetisch ältere sei, daß aber nicht alle *Monokotyledonen* synkotyl seien, sondern wiederholt und wenigstens 2mal aus Dikotylen hervorgegangen sind, und zwar durch Synkotylie oder durch Heterokotylie.

v. Wettstein (1935) dagegen vertritt die Ansicht, daß das Keimblatt der Monokotyledonen zweifellos phylogenetisch auf eine Vereinigung der beiden Keimblätter der *Dikotyledonen* zurückzuführen ist. Er hebt hervor, daß bei den *Polycarpicae* vielfach Merkmale gefunden wurden, die sich mit denen der *Monokotylen* leicht in Beziehung bringen lassen. Hierher gehören auch die auf Synkotylie zurückzuführenden *pseudomonokotylen* Pflanzen, die sich gerade in dieser Reihe sehr häufig finden.

Auch Suessenguth (1921), der sich ausführlich mit der Frage des systematischen Anschlusses der *Monokotyledonen* auseinandersetzt, gelangte zu der Ansicht, daß der Verlust eines Keimblattes durch Reduktion als Ursache zur Herausbildung der *Monokotyledonen* deswegen unwahrscheinlich ist, weil echte Heterokotylie nur in Gruppen vorkommt, die wenigstens zur Zeit mit den *Monokotyledonen* nicht in Verbindung gebracht werden können. Er bringt eine ausführliche Zusammenstellung aller bekannten pseudomonokotylen Arten, und zwar finden sich regulär einsamenlappige Formen in den Familien der *Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *Umbelliferae*, *Onagraceae*, *Primulaceae*, *Lentibulariaceae*. Eine ein- bzw. beiderseitige Verwachsung der Kotyledonarstiele ist bei Arten zu beobachten, die den *Ranunculaceae*, *Berberidaceae*, *Primulaceae*, *Umbelliferae*, *Limnanthaceae*, *Cucurbitaceae* und *Compositae* angehören.

Bei den von Suessenguth behandelten Pseudomonokotylen findet sich jedoch keine einzige, die eine der Mutante *subconnata I* ähnliche stufenweise Syn-

kotylie aufweist, sondern es ist bei ihnen immer nur *eine* der mannigfachen Verwachsungsstufen verwirklicht, d. h. entweder völlige oder teilweise Fusion der Lamina oder aber auch nur eine einseitige oder beiderseits erfolgte marginale Verwachsung der Kotyledonarstiele. Nur DE VRIES (1903) hat bei *Helianthus annuus* die gleichen Übergangsformen von *Pseudonormal* über *Hemisynkotyl* und *Monokotyl* bis *Unifazial* (bei ihm Amphisynkotyl genannt) beschrieben.

Der wesentliche Unterschied zu dem letztgenannten Fall und damit die phylogenetische Bedeutung der Mutante *subconnata I* von *Antirrhinum majus* besteht jedoch darin, daß es gelungen ist, zum erstenmal an genetisch bekanntem Material den Beweis zu führen, daß eine Ableitung der Monokotylen von den Dikotylen möglich ist, wenn auch in einer Pflanzengruppe, die für die Entstehung der echten *Monokotylen* gar nicht in Frage kommen kann. Dieser Beweis bezieht sich zwar nur auf die Entstehung *eines* Hauptmerkmals der *Monokotyledonen*. Die bisher mehr oder weniger hypothetische Annahme der Synkotylie als Möglichkeit der *Monokotylen*-Entstehung kann jetzt als erwiesen angesehen werden, weil die variable Manifestierung eines einzigen Gens uns in die Lage versetzt, die Keimblattverwachsung in allen Phasen zu verfolgen. Wir können uns somit der von v. WETTSTEIN vertretenen Ansicht, daß bei den *Monokotylen* die Einkeimblättrigkeit durch Verwachsung der beiden Keimblätter entstanden sei, in dem hier analysierten Fall anschließen.

Für die viel diskutierte Streitfrage, wieweit bei den einzelnen Vertretern der *Pseudomonokotylen* Anisokotylie bzw. daraus folgender Ausfall des einen Kotyledos oder Synkotylie vorliegt (vgl. WINKLER 1926, 1931), vermag die Analyse von *subconnata I* den Nachweis zu erbringen, daß auch Formen mit einem einzigen, relativ schmalen Kotyledo auf Synkotylie zurückgeführt werden können. Einmal gleicht die Variabilitätskurve von einheitlichen Typen mit schmalen Keimblattformen nicht der eines normalen dikotylen Keimblattes und zweitens tritt in der Nachkommenschaft solch schmaler Formen wiederum die ganze Variationsbreite sämtlicher Keimblattypen auf.

Ohne hier die Berechtigung einer Homologisierung von pseudomonokotylen Keimlingen mit denen von *Monokotyledonen* umfassend diskutieren zu wollen, sollen abschließend 3 Punkte erwähnt werden, in denen bei *subconnata I* eine Übereinstimmung mit charakteristischen *Monokotylen*-Merkmalen vorhanden zu sein scheint.

Die Assimilationsfunktion des Keimblattes von *subconnata I* hindert z. B. nicht, es zu den Keimblättern der *Monokotyledonen* in Beziehung zu setzen. Wie SCHLICKUM (1896) durch vergleichende Untersuchungen an *monokotylen* Keimpflanzen zeigte, gibt es bei diesen, wenn auch nur zu einem geringen Anteil, Kotyledonen, die ebenfalls durch eine volle Assimilationsfunktion ausgezeichnet und dem 1. Laubblatt sehr ähnlich sind.

Eine weitere Übereinstimmung zwischen *Antirrhinum majus* mut. *subconnata I* und den *Monokotyledonen* zeigt die Stellung der ersten Laubblätter. Von SCHLICKUM wurde durch eingehende Untersuchungen für viele *Monokotyledonen* eine charakteristische $^1/_2$-Stellung des Kotyledos und der ersten Laubblätter nachgewiesen. Bei einem Teil der jungen Pflanzen des Haupttyps *Monokotyl* ist diese Blattstellung in den untersten Wirteln ebenfalls zu finden.

Schließlich ist auch die für das Keimblatt der *Monokotyledonen* charakteristische scheinbar terminale Stellung bei einigen Typen von *subconnata I* vorhanden. In diesen Fällen erfolgt, genau wie bei den *Monokotyledonen*, eine seitliche Verlagerung des Sproßvegetationspunktes.

Das mutativ bedingte Auftreten eines Merkmals, das unter anderem zur Herausbildung einer so bedeutenden Gruppe, wie die der *Monokotyledonen* führte, in einer zur Familie der *Scrophulariaceen* gehörenden Art, die zu den *Polycarpicae* wohl kaum verwandtschaftliche Beziehungen zeigt, unterstreicht die von SUESSENGUTH erwähnte Möglichkeit der polyphyletischen Zusammensetzung der *Monokotyledonen*. Seine daraufhin gegründete Ansicht, die *Monokotylen* seien eine ebenso konventionelle Gruppe wie etwa die *Sympetalen*, geht konform mit der in neuester Zeit von einigen Systematikern angestrebten Auflösung der gesamten Gruppe und der Eingliederung ihrer Vertreter an verschiedenen Stellen des Systems. Die Zweckmäßigkeit einer derartigen Aufspaltung möge jedoch im Hinblick auf die Schwierigkeiten des Anschlusses mancher Ordnungen dahingestellt bleiben.

Zusammenfassung.

1. Die phänotypische Ausprägung des Gens *subconnata I* von *Antirrhinum majus* ist stark variabel. Die 4 Haupttypen der Kotyledonenform: *Pseudonormal*, *Hemisynkotyl*, *Monokotyl* und *Unifazial* lassen sich in den nächsten Entwicklungsstadien zu 30 verschiedenen Jungpflanzentypen (vgl. Bestimmungsschlüssel) erweitern, welche eine kontinuierliche Reduktionsreihe bilden.

2. Ein Vergleich der Keimblattformen hinsichtlich des Breiten-Längen-Index zeigt ein Abweichen der ersten 3 Haupttypen von der für die Ausgangssippe 50 geltenden Variationskurve, das beim Haupttyp *Monokotyl* am stärksten ist. Diese Tatsache, sowie das Fehlen rudimentärer zweiter Kotyledonen führt zu dem Schluß, daß das Zustandekommen der *monokotylen* Typen auf der Grundlage der Synkotylie erfolgt sein muß.

3. Mit Mikrotomschnitten durch Samen von *subconnata I* und Sippe 50 wird die Fusion der Kotyledonen bei den Formen der Haupttypen *Monokotyl* und *Unifazial* im Embryo nachgewiesen. Der hohe Prozentsatz nicht keimfähiger Samen von *subconnata I* enthält zum Teil normale, zum anderen Teil stark reduzierte, nicht differenzierte Embryonen.

4. Die Mutante *subconnata I* trat 2mal unabhängig voneinander auf. Beide Phäne sind monogen bedingt und stehen vermutlich im Verhältnis multipler Allele zueinander. Die sehr variablen Keimprozente betragen im Durchschnitt für die Herkunft Ketenversuch 52%, für die Herkunft Ernährungsversuch 29%.

5. Selektionsversuche erweisen die Unabhängigkeit des Manifestierungsverhältnisses von der Generationenfolge. Die geringfügig voneinander abweichenden Manifestierungsverhältnisse beider Herkünfte von *subconnata I*, sowie Penetranz und Expressivität der Herkunft Ketenversuch werden ermittelt, wobei der *monokotyle* Haupttyp als Expressivitätsindex dient.

6. Eine auf keimende Samen einwirkende erhöhte Temperatur setzt die Keimprozente herab, ohne das Manifestierungsverhältnis zu beeinflussen.

7. 18% der untersuchten Pflanzen weisen in ihrer Nachkommenschaft eine abweichende Manifestierung auf, die sich weniger in einem bestimmten Mani-

festierungsverhältnis, als in einer verschieden starken Abnahme des Anteils *monokotyler* Keimlinge bemerkbar macht. Sie ist in den meisten Fällen mit einer Zunahme des Anteils *unifazialer* Keimlinge verbunden.

8. *subconnata I* zeigt vollkommene Dominanz über die Ausgangsform. Der Einfluß eines fremden genotypischen Milieus vermag, soweit er in der F_2 schon wirksam wird, in der Mehrzahl der geprüften Fälle die Manifestierung der Mutante nicht zu verändern.

9. Drei weitere Mutanten *(sub I, sub II, sub III)*, die das Merkmal der Monokotylie mit unterschiedlicher Manifestierungsintensität zeigen, wurden gefunden. Einschließlich der Mutante *subconnata I* sind sie auf 4 verschiedene, nicht allele Gene zurückzuführen.

10. Die Auffassung von R. von Wettstein hinsichtlich der Ableitung der *Monokotyledonen* von *Dikotyledonen* wird gestützt durch den erstmals an genetisch bekanntem Material erbrachten Nachweis, daß die Entstehung des Merkmals „Einkeimblättrigkeit" durch Verwachsung zweier Keimblätter möglich ist. Bei der Untersuchung der Mutante *subconnata I* von *Antirrhinum majus* zeigen sich als Wirkung eines sich variabel manifestierenden Gens alle Übergänge von normaler Zweikeimblättrigkeit bis zu einer den *Monokotyledonen* entsprechenden Einkeimblättrigkeit mit scheinbar terminalem Kotyledo. Weitere Möglichkeiten der phylogenetischen Entstehung der Einkeimblättrigkeit können nicht ausgeschlossen werden.

Die vorliegende Arbeit entstand am Institut für Genetik der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg und am Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften in Gatersleben unter Leitung von Prof. Dr. H. Stubbe, dem ich an dieser Stelle für die Überlassung des Materials und die jederzeit gewährte Unterstützung zur Durchführung der Untersuchungen meinen besonderen Dank aussprechen möchte.

Literatur.

Arber, A.: Monocotyledons. Cambridge 1925. — Coulter, J. M., and W. J. G. Land: The Origin of Monocotyledony. Bot. Gaz. **57**, 509 (1914). — Castle, W. C., and J. C. Philipps: Piebald rats and selection. Publ. Carneg. Inst., 195. Washington 1914. — Goebel, K.: Organographie der Pflanzen, Bd. 3. Jena 1933. — Harte, C.: Untersuchungen über labile Gene I. Selektionsversuche an *Antirrhinum majus* mut. *fimbriata*. Z. Vererbungslehre **83**, 392 (1951). — Lotsy, J. P.: Vorträge über Botanische Stammesgeschichte, Bd. III. Jena: Gustav Fischer 1911. — Morgan, T. H.: The role of environment in the realization of a sex linked Mendelian charakter in Drosophila. Amer. Naturalist **49**, 385, 451 (1915). — Muller, H. J.: Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids in a case of balanced lethal factors. Genetics **3**, 422 (1918). — Rauh, W.: Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Nova Acta Leopoldina, N. F. **4**, Nr. 24 (1937). — Sargant, E.: A Theory of the Origin of the Monocotyledones Founded on the Structure of their Seedlings. Ann. of Bot. **17**, 1 (1903). — Schlickum, A.: Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotylen. Bibliotheca Botanica **35** (1896). — Straub, J.: Zur Genetik der Trikotylie. Z. Vererbungslehre **82**, 331 (1948). — Stubbe, H.: Das Merkmal *Acorrugata*, eine willkürlich auslösbare, dominante und labile Genmutation von *Antirrhinum majus* L. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Math.-physik. Kl. VI, N. F. **2**, 57 (1935). — Genmutation. Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. II F. Berlin 1938. — Zur Analyse einer dominant wirkenden, sich variabel manifestierenden Mutation von *Antirrhinum majus*. Biol. Zbl. **58**, 394 (1938). — Die Gene von *Antirrhinum majus IV*. Z. Vererbungslehre **79**, 402 (1941). — Suessenguth, K.: Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. Beih. Bot. Zbl. **38**, 2. Abt. H. 1, 1 (1921). — Timoféeff-Ressovsky, H.: Über phänotypische

Manifestierung der polytopen Genovariation Polyphaen von *Drosophila funebris*. Naturwiss. **19**, 765 (1931). — TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W.: Studies on the phaenotypic manifestation of hereditary factors. I. The genovariation radius incompletus in *Drosophila funebris*. Genetica **12**, 128 (1927). — Einfluß der Temperatur auf die Ausbildung der Queradern an den Flügeln bei einer Genovariation der *Drosophila funebris*. Z. eksper. Biol. A **4**, 199 (1928). — The phaenotypic realization of the gene *vti* in *Drosophila funebris*. Proc. All-russia Congr. Genet. **2** (1929) (russ.). — Der Einfluß der Temperatur auf die Ausbildung der Queradern an den Flügeln bei einer Genovariation von *Drosophila funebris*. J. Psychol. u. Neur. **38**, 134 (1929). — Über den Einfluß des genotypischen Milieus und der Außenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-naturwiss. Kl., N. F. **1**, 53 (1934). — Allgemeine Erscheinungen der Genmanifestierung. Handbuch der Erbbiologie des Menschen. Berlin: Springer 1940. — TROLL, W.: Über Diplophyllie und verwandte Erscheinungen in der Blattbildung. Planta **15**, 355 (1931). — Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta **17**, 153 (1932). — VELENOVSKI, J.: Vergleichende Morphologie, Bd. 2. Prag 1907. — DE VRIES, H.: Die Mutationstheorie, Bd. 2. Leipzig 1903. — WETTSTEIN, R. v.: Handbuch der Systematischen Botanik, 4. Aufl. Wien: Franz Deuticke 1935. WINKLER, H.: Bausteine zu einer Monographie von *Ficaria*. 2. Die Deutung der Keimpflanze. Beitr. Biol. Pflanz. **14**, 335 (1926). — Die Monokotylen sind monokotyl. Beitr. Biol. Pflanz. **19**, 29 (1931).

Dr. HERTA ROTHE, Halle/Saale, Institut für Genetik der Universität.

Band 84 **Inhalt** 2. Heft

Seite

Falconer, D. S., und U. Sierts-Roth, Dreher, ein neues Gen der Tanzmausgruppe bei der Hausmaus 71

Rothe, H., Morphologisch-entwicklungsgeschichtliche und genetische Analyse einer sich variabel manifestierenden Mutation von *Antirrhinum majus* L. Mit 23 Textabbildungen 74

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Warenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Aufnahmebedingungen.

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cytogenetik, der Grenzfragen der Entwicklungsphysiologie und Genetik, der biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt **Korrekturkosten** nur bis zur Höhe von 10% der Satzkosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskriptteile sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens p zu kennzeichnen.

Autorennamen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben oder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen *kursiv* gedruckt werden und sind im Manuskript gewellt zu unterstreichen, ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text. Gesperrter Druck wird nicht ausgeführt.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z. B. Sax 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z. B.: Sax, K.: Temperature effects on X-ray induced chromosome aberrations. Genetics 32, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.

Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen

Von **Philipp Stöhr jr.**, Professor der Anatomie und Direktor des Anatomischen Instituts der Universität Bonn. Mit 510 teils farbigen Abbildungen. VIII, 528 Seiten. 1951. Ganzleinen DM 66.—

Aus dem ursprünglichen Plan eines Grundrisses der Histologie ist dieses Lehrbuch entstanden, das den Anforderungen der Wissenschaft und des Unterrichts besser entspricht als ein kurzer Grundriß. Infolge der außerordentlichen Dichte des peripheren Nervennetzes besteht ein weitgehender Einfluß des Nervensystems auf jede Gewebe- und Organfunktion. Daher wurde das Nervengewebe eingehender behandelt als in den meisten Lehrbüchern der Histologie. Innerhalb des Organismus sind Zell- und Gewebefunktion vom Nerven- und Gefäßsystem abhängig und bei ihrer normalen oder pathologischen Leistung stets in Beziehung zum Gesamtorganismus, zum „Ganzen" zu setzen. Der Körperzelle kann heute die Bedeutung eines „Elementarorganismus" nicht mehr zugesprochen werden; überdies tritt die „Zelle" als elementare Formeinheit bei den großen Syncytien des Stütz- und Muskelgewebes und wahrscheinlich auch beim Nervengewebe überhaupt nicht in Erscheinung. Daher wurden anstatt der Zelle die Gewebe als Aufbauelemente des Organismus gewählt.
Nicht fortwährendes Zerkleinern, sondern synthetischer Aufbau bleibt für die anatomische Arbeit erforderlich. Unter dem Mikroskop hat der Beobachter im fixierten Präparat nur ein winzig kleines totes Teilstück eines lebendigen Ganzen vor sich. Es bereitet Mühe genug, sich aus dem mikroskopischen Schnitt ein plastisches Formenbild zu verschaffen. Vom mikroskopischen Präparat auf lebendiges Geschehen zu schließen, ist sehr schwer, vielfach unmöglich, darf aber nicht unterlassen werden, wenn die histologische Methode für Physiologie und Pathologie von Nutzen sein soll. Eine anatomische Beschreibung ohne Rücksicht auf das funktionelle Moment entbehrt des Zieles und gleicht im besten Falle einem Kunstwerk ohne Seele. Über die Beschränkung, die am Mikroskop den eigenen Reflexionen aufzuerlegen ist, findet der Leser mancherlei Hinweise. Verfasser hofft, aus der riesigen Fülle des Stoffes in Text und Bild dasjenige ausgewählt zu haben, was sich zum Erwerb der ersten histologischen Kenntnisse und zur Grundlage für spätere mikroskopische Arbeit am menschlichen Organismus eignet.

Entwicklungsgeschichte des Menschen. Ein Grundriß

Von **Kurt Goerttler**, o. Professor der Anatomie an der Universität Freiburg. Mit 189 zum Teil farbigen Abbildungen. X, 291 Seiten. 1950.
DM 21.—; Ganzleinen DM 24.—

Leitfaden der Histologie des Menschen

Von Dr. **Hermann Hoepke**, Professor am Anatomischen Institut der Universität Heidelberg. Mit 136 zum Teil farbigen Abbildungen. VII, 160 Seiten. 1950.
DM 12.—; Ganzleinen DM 15.—

Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen

Von Professor Dr. **Otto Grosser**, Dritte, durchgesehene Auflage. Mit 160 Abbildungen (208 Einzelbildern). V, 143 Seiten. 1948. DM 8.40

Grundriß der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen

Biologie der mikroskopischen Größenordnung

Von **Hans Petersen.** Vierte, verbesserte Auflage von **Fritz Körner.** Mit 196 Abbildungen und einer farbigen Tafel. VII, 178 Seiten. 1950. DM 8.40

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg.
Printed in Germany.